

Relación productividad – diversidad dentro y entre niveles tróficos de un ecosistema de pastizal

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires, Área Ciencias Agropecuarias

Juan Manuel Piñeiro Guerra

Lic. Ciencias Biológicas UdelaR, Uruguay, 2008.

Cátedra de Ecología

Instituto de Investigaciones Fisiológicas y Ecológicas Vinculadas a la Agricultura
CONICET-FAUBA



FAUBA

Escuela para Graduados Ing. Agr. Alberto Soriano
Facultad de Agronomía – Universidad de Buenos Aires



COMITÉ CONSEJERO

DIRECTOR

Martín Oesterheld
Ing. Agr. (FAUBA, Argentina)
PhD. en Biología (Universidad de Syracuse, EE.UU.)
Profesor Asociado de la Universidad de Buenos Aires

CODIRECTOR

Matías Arim
Lic. Cs. Biológicas (UdelaR, Uruguay)
Magister en Cs. Biológicas (PEDECIBA, UdelaR, Uruguay)
PhD. en Cs. Biológicas (PUCC, Chile)
Profesor Agregado de la Universidad de la República de Uruguay

CONSEJERO DE ESTUDIOS

Enrique José Chaneton
Lic. Cs. Biológicas (C.A.E.C.E.)
Magister Scientae (UBA, Argentina)
PhD. (Imperial College, U.K.)
Profesor Adjunto de la Universidad de Buenos Aires

JURADO DE TESIS

DIRECTOR

Martín Oesterheld
Ing. Agr. (FAUBA, Argentina)
PhD. en Biología (Universidad de Syracuse, EE.UU.)

JURADO

Marcelo Rubén Cabido
Lic. Cs. Biológicas (UNC)
PhD. Cs. Biológicas (UNC)

JURADO

Oscar Iribarne
Lic. Cs. Zoológicas (UNLP)
PhD. (University of Washington)

JURADO

Pedro Laterra
Lic. Cs. Biológicas (UBA)
PhD. Cs. Biológicas (UBA)

Fecha de defensa de la tesis: 18 de DICIEMBRE de 2014

DEDICATORIA

A mi familia por estar siempre, en particular a mis viejos Diego y Mercedes por enseñarme los valores, la constancia, la perseverancia y el amor, a mis hermanos Santiago, Gervasio, Enrique y Agustín por ser cada uno a su manera un enorme apoyo, a Alejandra y Laura por estar dispuestas a matear, escuchar y abrazar, a mis sobrinos quienes me reviven la alegría en cada reencuentro, a María Elena por su presencia y amor incondicional.

A Grisel mi compañera de viaje por todo su amor, apoyo, comprensión y alegría y por la valentía de permitirse soñar nuestros proyectos.

A Ana y Caco por abrirme la casa y el corazón.

Al negro Guille, Yara y Vinicius por la alegría compartida de atreverse a vivir y soñar.

A Guille, Ana, Nico y Jessi por todos los momentos compartidos y la confianza brindada.

A mis amigos y amigas que estuvieron en las buenas y en las malas, a los que estuvieron al principio, en el proceso y al final, en especial a Dimensión Belgrado: Cami, Keke, Mendo, Seba, Gonza y Lana por crecer juntos.

AGRADECIMIENTOS

A todos los que de una u otra manera me ayudaron a realizar este doctorado:

A Martín, Matías y Enrique por cumplir sus roles como miembros del comité de tesis.

A los campos: Salado Polo, Enriqueta, Olivos y Barra Grande por permitirme muestrear en sus pastizales y lagos.

A mis compañeros de muestreos en el campo y los que procesaron muestras, son muchos y muchas a todos y todas les estoy enormemente agradecido por la buena disposición en el trabajo incluso en las situaciones más adversas.

A mis compañeros de oficina: Pedro, Esteban, Pato, Martín, Lu, Vicky, Sole, Tom y Gri por hacer de la oficina un lugar de crecimiento, alegría y contención.

A los compañeros de LART, en especial a Lola y Mariano por ser fuente de soluciones y un apoyo invaluable.

A Pame G., Lau Y. Gonza I. y Luis L. por la buena onda y el apoyo en las buenas y en las malas.

A Gerva mi hermano y compañero de trabajo quien estuvo presente siempre en este camino con un apoyo invaluable en mi crecimiento académico y personal.

A mis amigos y compañeros de trabajo con quienes compartí en estos años tantos mates y meriendas, charlas, cervezas y asados.

A Robert, Wally y JuanCa por estar siempre dispuestos a darme una mano y compartir una charla y un mate.

A Cesar y Rolando por la enorme ayuda en el campo y en el reconocimiento de especies vegetales y por mucho mucho más.

A la Ing. Agr. Ana Maria Folcia por el enorme trabajo de identificación y procesamiento de las muestras de invertebrados

A la familia Bagnato por incluirme en la familia.

A la familia Piñeiro-Gravina por la contención y las alegrías compartidas.

A mis compañeros de Aikido en especial a Roberto y Gabi, Adrian, Ricardo, Gonza y Carlos L. por la practica sincera y a Laura Sensei por enseñarme el camino.

A Iván, Mariana y Augusto por todas sus enseñanzas musicales y a los compas de taller más queridos Guada, Damo, Barb y Claudio.

A Walter y Vale por ser motores de cambio y de estabilidad a la vez.

A Carmen y José y a Rosita y su familia por las charlas y el alimento de cada día.

A Juancito y Fran por hacer del barrio un lugar de amistad.

A todos y todas los que figuran en la dedicatoria también les agradezco por los mismos motivos que les dedique la tesis.

DECLARACIÓN

Declaro que el material incluido en esta tesis es, a mi mejor saber y entender, original, producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifique explícitamente las contribuciones de otros), y que no lo he presentado, en forma parcial o total, como una tesis en ésta u otra institución.

J.M. Piñeiro-Guerra

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Capítulo II

Piñeiro-Guerra, J.M., Fagúndez-Pachón, C., Oesterheld, M. & Arim, M. (2014) Biodiversity-productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients. *Austral Ecology*
DOI: 10.1111/aec.12149

INDICE GENERAL

DEDICATORIA.....	iii
AGRADECIMIENTOS.....	v
DECLARACIÓN.....	vii
PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS.....	ix
INDICE FIGURAS.....	xv
INDICE CUADROS.....	xxi
RESUMEN.....	xxiv
ABSTRACT.....	xxv
CAPITULO I.....	1
Introducción.....	1
1.1. Introducción general.....	3
1.1.1. Patrones generales de la relación diversidad-productividad, la influencia de la escala espacial y temporal y de los gradientes ambientales.....	4
1.1.2. Causalidad entre la diversidad y la productividad.....	5
1.1.3. Aspectos que contribuyen a la falta de consenso y que motivan esta tesis.....	5
1.1.4. Aspectos más originales de la tesis.....	7
1.1.5. Sistema modelo.....	8
1.1.6. Objetivos generales.....	9
1.2. Estructura de la tesis.....	10
1.2.1. Capítulo II.....	10
1.2.3. Capítulo III.....	10
1.2.4. Capítulo IV.....	11
CAPITULO II.....	13
Experimento mensurativo en Uruguay.....	13
Relación biodiversidad-productividad en lagos someros: patrones comunitarios y metacomunitarios a lo largo del tiempo y de gradientes ambientales.....	13
2.1.Introducción.....	17
2.2.Materiales y Métodos.....	18
2.2.1.Análisis estadístico.....	21
2.2.1.1.Relación directa riqueza de especies versus biomasa.....	21
2.2.1.2.Modelos múltiples con la biodiversidad y las variables ambientales.....	22
2.3.Resultados.....	23
2.3.1.Relación directa riqueza de especies versus biomasa.....	23
2.3.2.Modelos múltiples con la biodiversidad y las variables ambientales.....	25
2.4.Discusión.....	30
CAPITULO III.....	35
Experimento mensurativo en Argentina.....	35
Relación biodiversidad-productividad dentro y entre comunidades vegetales asociadas a lagos someros temporales de un pastizal inundable.....	35
3.1.Introducción.....	37

3.1.1.Bases conceptuales y vacíos en la literatura	37
3.1.2.Cómo se consideran las características del sistema en el análisis de la relación diversidad –productividad.....	39
3.1.3.Características que hacen a este capítulo relevante y novedoso.....	39
3.1.4.Objetivo general	41
3.1.4.1.Objetivos específicos	41
3.2.Materiales y Métodos	41
3.2.1.Sitio de estudio	41
3.2.2.Metodología de muestreo y variables utilizadas	42
3.2.3.Análisis estadístico	44
3.3.Resultados.....	47
3.3.1.Relación directa riqueza de especies-productividad primaria	47
3.3.2.Relación entre la riqueza de especies y la beta diversidad	51
3.3.3.Relación entre la beta diversidad y el coeficiente de variación de la productividad.....	53
3.3.4.Modelos múltiples con las variables ambientales y la equitatividad	55
3.4.Discusión	61
CAPITULO IV	67
Experimento manipulativo en Argentina	67
Relaciones causales y correlativas entre la diversidad y la productividad de niveles tróficos de un pastizal natural asociado a lagos someros temporales	67
4.1.Introducción	69
4.1.1.Introducción general	69
4.1.2. Relación diversidad-productividad dentro de productores primarios ...	71
4.1.2.1. La diversidad afecta a la productividad	72
4.1.2.2. La productividad primaria afecta a la diversidad	73
4.1.3. Relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de consumidores	74
4.1.4. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores	75
4.1.4.1. La diversidad del nivel basal afecta la productividad de los niveles superiores	75
4.1.4.2. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores	77
4.1.5. La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de niveles tróficos superiores	78
4.1.5.1. La productividad primaria afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores	78
4.1.5.2.La productividad primaria afecta la productividad de niveles tróficos superiores	79
4.1.6. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria.....	79
4.1.6.1. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad del nivel basal.....	79
4.1.6.2. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la productividad Primaria.....	80
4.2.Materiales y Métodos	81

4.2.1. Características del experimento	81
4.2.1.1. Mediciones de las variables	83
4.2.1.2. Análisis estadístico	85
4.3. Resultados	87
4.3.1. Relación diversidad-productividad dentro de productores Primarios	87
4.3.1.1. La diversidad afecta a la productividad	87
4.3.1.2. La productividad primaria afecta a la diversidad	91
4.3.2. Relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de consumidores	95
4.3.3. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores	96
4.3.3.1 La diversidad del nivel basal afecta la productividad de los niveles superiores	96
4.3.3.2. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores	98
4.3.4. La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores	100
4.3.4.1. La productividad primaria afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores	100
4.3.4.2. La productividad primaria afecta la productividad de los niveles tróficos superiores	102
4.3.5. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria	105
4.3.5.1. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad del nivel basal	105
4.3.5.2. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la productividad primaria	106
4.4. Discusión	108
4.4.1. Síntesis de los principales resultados	108
4.4.2. Discusión general	109
4.4.3. Discusión metodológica	110
4.4.4. Discusión de las relaciones causales	113
4.4.4.1. Relación diversidad-productividad dentro de productores primarios	113
4.4.4.2. Relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de consumidores	118
4.4.4.3. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores	118
4.4.4.4. La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores	119
4.4.4.5. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria	120
4.4.5. Futuras líneas de investigación	121
CAPITULO V	123
Discusión general	123
5.1. Introducción general	125
5.1.1. Síntesis de resultados generales	125

5.1.2.Síntesis de los resultados sobre la influencia de la escala espacial y el tiempo, las variables ambientales y la equitatividad	127
5.2.Discusión de los principales resultados	128
5.2.1. El efecto de la escala sobre la relación diversidad-productividad ...	128
5.2.2.El efecto de las variables ambientales sobre la relación diversidad-productividad	130
5.2.3.El efecto de la escala temporal sobre la relación diversidad-productividad	130
5.2.4.El efecto de la equitatividad sobre la relación diversidad-productividad	131
5.2.5.La causalidad de la relación diversidad-productividad a lo largo de la red trófica	132
5.3.Futuras líneas de investigación	133
5.4.Conclusiones	134
APENDICE CAPITULO III	137
BIBLIOGRAFÍA	139

INDICE DE FIGURAS

CAPITULO II.....	13
------------------	----

Figura 2.1. Relación entre la biomasa y la riqueza de especies a través de doce fechas de muestreo a nivel de comunidad (cada observación corresponde a una unidad muestral). Los modelos se ajustaron mediante modelos lineales de efectos mixtos. Las líneas grises representan cada lago tomado como factor aleatorio y la línea gruesa negra representa el ajuste obtenido por el componente fijo (riqueza) del modelo. En Mayo y Junio de 2006 y Julio de 2007 la riqueza de especies no estuvo relacionada con la biomasa (ns, Cuadro 2.1)..... 25

Figura 2.2. Relación entre la biomasa y la riqueza de especies a nivel de metacomunidad (cada observación corresponde a un lago). La biomasa se expresa como el residual de la relación entre la biomasa y las variables ambientales. Sólo se muestran las siete fechas con relación estadísticamente significativa. En Junio de 2006, Junio de 2007, Agosto de 2007, Junio de 2009 y Julio de 2009 no hubo relaciones estadísticamente significativas entre la biomasa y las variables explicatorias. En Agosto y Octubre de 2008 la riqueza de especies estuvo en el modelo, por eso se muestran las curvas de las funciones. El coeficiente parcial de regresión (R^2) y la significancia estadística (p) de la relación se indican dentro de cada cuadrante. En Septiembre de 2005, Mayo de 2006, Julio de 2007 y Junio de 2008, la riqueza de especies no estuvo relacionada con la biomasa y los modelos seleccionados sólo incluyeron a las variables ambientales. En Octubre de 2009, la biomasa estuvo relacionada con la interacción entre la riqueza de especies y la equitatividad de la comunidad y con las variables ambientales (Cuadro 2.2) 27

Figura 2.3. Relación entre la biomasa y la riqueza de especies a nivel de comunidad (cada observación representa una unidad muestral). La biomasa se expresa como el residual de la relación entre la biomasa y las variables ambientales. Los modelos se ajustaron por los modelos lineales de efectos mixtos. Las líneas grises representan cada lago tomado como factor aleatorio y la línea gruesa negra representa el ajuste obtenido por el componente fijo (riqueza) del modelo. Se muestran sólo las once fechas con relaciones estadísticamente significativas. En Junio de 2006 no hubo relación estadísticamente significativa entre la biomasa y las variables explicatorias. En Mayo de 2006 y Julio de 2007 la riqueza de especies no estuvo relacionada con la biomasa (ns) y los modelos seleccionados sólo incluyeron las variables ambientales (Cuadro 2.3) 29

Figura 2.4. a) Análisis de Correspondencia (AC) de la composición de las especies dominantes entre fechas y la composición de especies. Sólo se consideraron las 32 especies con una constancia mayor del 1 % . Los triángulos llenos son las fechas de muestreo con sus nombres abreviados. Los números del gráfico representan las 32 especies que figuran al final de esta leyenda. b) Representa las pendientes de la relación riqueza-productividad obtenidos, a partir de los modelos de regresión del Cuadro 2.1, en

función del tiempo de muestreo. Aquí el tiempo se representa en días y el primer día corresponde a la primera fecha de muestreo (Septiembre de 2005). Los nombres abreviados de fechas de muestreo son los más cercanos a cada punto de datos. 1) *Eleocharis_sp3*, 2) *Eleocharis_sp*, 3) *Paspalum_notatum*, 4) *Utricularia*, 5) *Mentha_aquatica*, 6) *Eryngium_echinatum*, 7) *Ranunculus_bonariensis*, 8) *Axonopus_affinis*, 9) *Ludwigia_peploides_subsp._montevidensis*, 10) *Nostoc*, 11) *Eclipta_elliptica*, 12) *Echinodorus_longiscapus*, 13) *Lilaeopsis_attenuata*, 14) *Stenotaphrum_secundatum*, 15) *Eryngium_horridum*, 16) *Gratiola_peruviana*, 17) *Marsilea_anyclopoda*, 18) *Micranthemum_umbrosum*, 19) *Ranunculus_flagellifolius*, 20) *Pratia_hederacea*, 21) *Alternanthera_philoxeroides*, 22) *Ludwigia_peploides_subsp._peploides*, 23) *Eleocharis_sp1*, 24) *Eleocharis_sp2*, 25) *Setaria_geniculata*, 26) *Myriophyllum_aquaticum*, 27) *Lilaea_scilloides*, 28) *Cynodon_dactylon*, 29) *Leersia_hexandra*, 30) *Hydrocotyle_ranunculoides*, 31) *Luziola_peruviana*, 32) *Eleocharis_viridans*.

30

CAPITULO III 35

Figura 3.1: i) Imagen satelital del sitio de estudio que corresponde a la extensión del paisaje, donde se encuentran las unidades del paisaje (a modo de ejemplo se marcó una de ellas con un círculo). ii) Esquema de una unidad de paisaje en la cual se puede ver la disposición de los stands de cada unidad de vegetación (C2, C2 y B) en forma de anillo concéntrico (tonalidades de gris) a los lagos someros temporales ubicados en el centro de la unidad de paisaje (gris oscuro). En cada stand se ven las 5 unidades muestrales (cuadrados vacíos) y el nombre de la unidad de vegetación que representa el stand (C3, C2 y B). iii) Esquema del gradiente topográfico asociado a cada unidad de paisaje, en el centro se encuentra el lago somero temporal (gris oscuro) y a ambos lados se disponen los stands de cada unidad de vegetación (C3, C2 y B).

44

Figura 3.2. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de comunidad. Cada punto representa una unidad muestral. La relación general para las tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo no fue significativa con un valor crítico de 0,05 (Cuadro 3.1). Los resultados de la estructura fija y aleatoria del modelo se muestran en el Cuadro 3.1a y b.

48

Figura 3.3. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de metacomunidad. Cada punto representa un stand de una unidad de vegetación. La línea negra representa el modelo general obtenido por el factor fijo (riqueza de especies) y la estructura de anidamiento. Los resultados de la estructura fija y aleatoria del modelo se muestran en el Cuadro 3.2a y b.

50

Figura 3.4. Relación entre la riqueza de especies de los stands y la beta diversidad entre unidades muestrales de cada stand. Cada punto representa un stand de una unidad de vegetación. La línea negra representa el modelo general obtenido por el factor fijo (riqueza de especies) y la estructura de anidamiento. Las fechas y unidades de vegetación fueron tomadas en el modelo como factor aleatorio y la comunidad anidada dentro de la fecha (Cuadro 3.3)

52

Figura 3.5. Relación beta diversidad - variación de la productividad (CV-IVN) entre unidades muestrales de cada stand. Cada punto representa un stand de una unidad de vegetación. La línea negra representa el modelo general obtenido por el factor fijo (riqueza de especies) y la estructura anidada (Cuadro 3.4). Las fechas y unidades de vegetación fueron tomadas en el modelo como factor aleatorio y la unidad de vegetación anidada dentro de la fecha..... 54

Figura 3.6: Relación entre la productividad y la riqueza, la equitatividad y las unidades de vegetación a nivel de comunidad. Las relaciones se representan como el residual de los modelos que relacionan la productividad con dos de las tres variables y la tercera variable. a) Residual del modelo que relaciona el IVN con la equitatividad y la unidad de vegetación en función de la riqueza. La línea negra representa el modelo parcial general obtenido para el factor fijo riqueza. b) Residual del modelo que relaciona el IVN con la riqueza y la unidad de vegetación en función de la equitatividad. La línea gris representa el modelo parcial general obtenido para el factor fijo equitatividad. c) Residual del modelo que relaciona el IVN con la riqueza y la equitatividad en función de las unidades de vegetación. La línea horizontal gruesa muestra la mediana. Las líneas de base y superiores de las cajas muestran los percentiles 25 y 75 respectivamente. Las líneas verticales representan 2 desvíos estándar. Los puntos localizados por encima o por debajo de 2 desvíos estándar son graficados individualmente y representan datos de una unidad muestral. Las fechas y unidades de vegetación fueron tomadas en el modelo general (Cuadro 3.5) como factor aleatorio y la unidad de vegetación anidada dentro de la fecha.

..... 57

CAPITULO IV..... 67

Figura 4.1. Diagrama de las relaciones analizadas en cada una de las cinco secciones del capítulo con sus respectivas sub secciones. Las cinco secciones son: 1) dentro del nivel trófico de plantas: efecto de la diversidad sobre la productividad y viceversa; 2) relaciones correlativas diversidad-productividad dentro de niveles tróficos de consumidores; 3) efecto de la diversidad de la comunidad vegetal sobre la diversidad y la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros; 4) efecto de la productividad primaria sobre la diversidad y productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros; 5) el efecto de la presencia y ausencia de los tres niveles tróficos de consumidores sobre la diversidad y productividad primaria. SP: diversidad de productores primarios; SH: diversidad de herbívoros; SC: diversidad de carnívoros; SO: diversidad de omnívoros; PP: productividad primaria; PH: productividad de herbívoros; PC: productividad de carnívoros; PO: productividad de omnívoros.

..... 70

Figura 4.2. Efecto de la diversidad inicial sobre la productividad primaria final (IVN) a distintos niveles de productividad primaria inicial. En el gráfico se muestra: el tratamiento significativamente diferente (*) al tratamiento de Media productividad primaria inicial y Alta diversidad inicial con su estadístico de comparación (t) con sus grados de libertad asociados, el valor de significancia para la prueba (p), el número de réplicas por tratamiento (n). Las líneas sobre las barras representan al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del efecto del factor presencia-ausencia de invertebrados. Cada nivel del factor diversidad inicial está compuesto por las réplicas de los niveles

Con y Sin invertebrados.

88

Figura 4.3. Efecto de la productividad primaria inicial sobre la biomasa (g) de la comunidad vegetal de marzo (gramos). Cada nivel del factor productividad primaria inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor diversidad inicial y los niveles Con y Sin del factor presencia-ausencia de invertebrados. Se muestra el número de réplicas por tratamiento de productividad primaria inicial (n), el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el nivel de significancia (p) para los tratamientos de Media y Baja productividad primaria inicial, significativamente distintos al tratamiento de Alta productividad primaria inicial (** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$), las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del efecto de los factores diversidad inicial y presencia-ausencia de invertebrados.

89

Figura 4.4. Efecto de la diversidad inicial sobre: a) Beta diversidad de Sorensen (β_{sor}), b) Recambio de especies (β_{sim}) y c) Anidamiento (β_{sne}), situados en los tratamientos de Media productividad primaria inicial. β_{sim} y β_{sne} (b y c) son componentes aditivos de β_{sor} (a). Se muestra el número de réplicas por tratamiento (n), el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el nivel de significancia (p) para los tratamientos significativamente distintos (*) al tratamiento de Alta diversidad inicial, las medidas de dispersión corresponden al error estándar. Cada nivel del factor diversidad inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor productividad primaria inicial y los niveles Con y Sin invertebrados.

91

Figura 4.5. Efecto de la productividad primaria inicial sobre la riqueza de especies de la comunidad vegetal. Se muestra el número de réplicas por tratamiento de productividad primaria inicial (n), el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el nivel de significancia (p) para los tratamientos de Media y Baja productividad primaria inicial, significativamente distintos (** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$) al tratamiento de Alta productividad primaria inicial. Las medidas de dispersión corresponden al error estándar. Cada nivel del factor productividad primaria inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor diversidad inicial y los niveles Con y Sin invertebrados

92

Figura 4.6. Relación riqueza-productividad (n° de individuos) de: (a) omnívoros; (b) carnívoros; (c) herbívoros. Se incluye para todos los casos la ecuación de la función de regresión con los parámetros estimados, el número de unidades experimentales utilizadas (n) y el valor de significancia de la regresión (p).

96

Figura 4.7. Efecto de la diversidad inicial sobre: la productividad (n° de individuos) de omnívoros (a), carnívoros (b) y herbívoros (c). Se muestra el número de réplicas por tratamiento (n) y las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del efecto del factor productividad primaria inicial. Cada nivel del factor diversidad inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y

Baja del factor productividad primaria inicial. En ningún caso (a,b y c) hubo diferencias significativas ($p>0,05$).

98

Figura 4.8. Efecto de la diversidad inicial sobre: la riqueza de omnívoros (a), carnívoros (b) y herbívoros (c). Se muestra el número de réplicas por tratamiento (n) y las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales contienen la variabilidad del efecto del factor productividad primaria inicial. En ningún caso (a, b y c) hubo efectos significativos. Cada nivel del factor diversidad inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor productividad primaria inicial, para los tratamientos Con invertebrados.

100

Figura 4.9. Efecto de la productividad primaria inicial sobre: la riqueza de omnívoros (a), carnívoros (b) y herbívoros (c). Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error, el número de réplicas por tratamiento (n), el nivel de significancia (p) y el tratamiento significativamente distinto (*) al tratamiento de Alta productividad primaria inicial. Las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del factor diversidad inicial. Cada nivel del factor productividad primaria inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor diversidad inicial, para el nivel Con invertebrados.

102

Figura 4.10. Efecto de la productividad primaria inicial sobre la productividad (nº de individuos) de: (a) omnívoros, (b) carnívoros y (c) herbívoros. Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el número de réplicas por tratamiento (n). Las medidas de dispersión corresponden al error estándar y contienen la variabilidad del efecto del factor diversidad inicial. Cada nivel de productividad primaria inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor diversidad inicial, para el tratamiento Con invertebrados.

104

Figura 4.11. Efecto de presencia-ausencia de invertebrados sobre la riqueza de la comunidad vegetal final. Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error, el número de réplicas por tratamiento (n) y el nivel de significancia (p) para el tratamiento significativamente distinto (**). Las medidas de dispersión corresponden al error estándar los cuales incluyen la variabilidad de los factores diversidad inicial y productividad primaria inicial. Cada nivel del factor invertebrados está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja de los factores diversidad inicial y productividad primaria inicial.

105

Figura 4.12. Efecto de la presencia-ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria final (IVN). Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error, el número de réplicas por tratamiento (n) y el nivel de significancia (p) para el tratamiento significativamente diferente (***). Las medidas de dispersión corresponden al error estándar y contienen la variabilidad del efecto de los factores diversidad inicial y productividad primaria inicial. Cada nivel del factor presencia-ausencia de

invertebrados está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja de los factores diversidad inicial y productividad primaria inicial.

..... 107

CAPITULO V..... 123

Figura 5.1. Síntesis de las principales relaciones causales y correlativas para los niveles tróficos considerados en la tesis (capítulos II, III y IV). El cuadrante enmarca los resultados del nivel trófico de plantas abarcado en los capítulos II, III y IV. Los números con asteriscos son referencias para la descripción de la figura en el texto. PP: productividad primaria, PH: productividad de herbívoros, PO: productividad de omnívoros, PC: productividad de carnívoros, SP: riqueza de especies vegetales, SH: riqueza de especies de herbívoros, SO: riqueza de especies de omnívoros, SC: riqueza de especies de carnívoros, A: variables ambientales, E: equitatividad. Los signos representan el efecto positivo (+) o negativo (-) de la relación entre las variables. Las distintas flechas representan relaciones correlativas directas e indirectas y relaciones causales directas e indirectas, las referencias a cada una se encuentran al margen de la figura.

..... 127

INDICE DE CUADROS

CAPITULO II.....	13
------------------	----

Cuadro 2.1. Modelos de efectos mixtos de la relación entre la biomasa (g/m^2) y la riqueza de especies (riqueza) a nivel de comunidad. Solo se presentan las nueve fechas con relaciones significativas. Cuando los efectos aleatorios fueron incluidos en el modelo final, se muestra el desvío estándar del parámetro estimado. Ese desvío representa la variación en la media de la biomasa y/o su dependencia con la riqueza de especies determinada por la identidad del lago. Todos los modelos fueron significativos a $p < 0,001$. Se muestran los grados de libertad del modelo (gl)

.....	24
-------	----

Cuadro 2.2. Modelos de regresión lineal (OLS) de la relación entre la biomasa (g/m^2), las variables ambientales y la diversidad a nivel de metacomunidad. Sólo se presentan las siete fechas con relaciones significativas. Se muestran: el coeficiente de regresión (R^2) y la significancia estadística (p-valor) de las relaciones. Los nombres abreviados para las variables son: la riqueza de especies (riqueza), equitatividad de la comunidad (equitatividad), la densidad de islas (islas), el coeficiente de variación de la profundidad de cada lago (cv_prof), la profundidad media de cada lago (profundidad) y el \log_{10} (área) de cada lago (área).

.....	26
-------	----

Cuadro 2.3. Modelos de efectos mixtos de la relación entre la biomasa (g / m^2), las variables ambientales y la diversidad a nivel comunidad. Sólo se muestran las once fechas con relaciones significativas. Los nombres abreviados de las variables y el desvío estándar de los efectos aleatorios son como en los cuadros anteriores, excepto la "profundidad" que se refiere a la profundidad del agua en la unidad muestral. Todos los modelos fueron significativas a $p < 0,01$. Cuando los grados de libertad (gl) difirieron entre las variables se presentan como: gl de la riqueza de especies y el intercepto / gl de las variables ambientales. En Mayo de 2006 y Julio de 2007 sólo las variables ambientales estuvieron relacionadas con la biomasa.

.....	42
-------	----

CAPITULO III.....	35
-------------------	----

Cuadro 3.1. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de comunidad. a) Se muestran los valores estimados del modelo general para el factor fijo (riqueza), error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl) y el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1 vs 2 y 2 vs 3 (Test).....

.....	49
-------	----

Cuadro 3.2. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de metacomunidad. a) Se muestran los valores estimados para los factores fijos (riqueza y riqueza^2), error

estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria contuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura por AIC y ANOVA fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs2 y 2vs 3 (Test)..... 51

Cuadro 3.3. Relación entre la riqueza de especies de los stands y la beta diversidad entre unidades muestrales de cada stand. a) Se muestran los valores estimados para los factores fijos (riqueza, error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria tuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura por AIC y ANOVA fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs 2 y 2 vs 3 (Test).

..... 53

Cuadro 3.4. Relación beta diversidad - variación de la productividad (CV-IVN) entre unidades muestrales de cada stand. a) Se muestran los valores estimados para los factores fijos (beta y beta²), error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria contuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs2 y 2vs 3 (Test).

..... 55

Cuadro 3.5. Modelo de efecto mixto seleccionado para la relación productividad (IVN) vs riqueza, equitatividad y unidades de vegetación a nivel de comunidad. a) Se muestran las pendientes estimadas de los factores fijos (riqueza, equitatividad) y los estimados para las unidades de vegetación C3 y C2 con respecto a la unidad B que es la unidad de vegetación de referencia y no se muestra en el cuadro. También se muestra: error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria contuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs 2 y 2 vs 3 (Test)..... 58

Cuadro 3.6. Modelos de efectos mixtos seleccionados para la relación productividad (IVN) vs la riqueza, la equitatividad y las unidades de vegetación a nivel de

metacomunidad. a) Se muestran los valores estimados de los coeficientes de los factores fijos (riqueza, equitatividad y unidades de vegetación) de cada modelo (M1 y M2). Se muestran las pendientes estimadas de las unidades de vegetación C3 y C2 con respecto a la unidad B que es la unidad de vegetación de referencia y no se muestra en el cuadro. Dado que la mejor estructura aleatoria tuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. La última fila muestra el nivel de ajuste promedio (R^2) de cada modelo. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para los modelos generales M1 y M2, en ambos casos la mejor estructura aleatoria fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Para M1 y M2 Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs 2 y 2 vs 3 (Test)..... 60

CAPITULO IV..... 67

Cuadro 4.1: Tabla fitosociológica de las especies presentes en el mes de marzo. Para esto se utilizó un Análisis de Correspondencia (AC) y un posterior ordenamiento de las especies y sitios en función de sus scores en el AC. Las filas corresponden a las especies presentes y las columnas corresponden a la combinación de los factores productividad primaria inicial y diversidad inicial indicados en las últimas dos filas con sus niveles Alta (A), Media (M) y Baja (B). Los números de las celdas indican la frecuencia de aparición como el número de veces que la especie estuvo presente en las 10 réplicas de cada tratamiento (constancia). Celdas vacías indican ausencia de la especie en las 10 réplicas del tratamiento. Las líneas grises muestran la separación entre los tratamientos de Alta, Media y Baja productividad primaria inicial..... 94

APENDICE CAPITULO III..... 123

Apéndice complementario al Cuadro 3.6. Los cinco mejores modelos (M1-M5) seleccionados a escala de stand. Para cada modelo (M1-M5) y para cada uno de los parámetros estimados por los modelos se muestran los valores estimados, el error estándar, los grados de libertad (gl) y el valor t. La última fila muestra el R^2 estimado para cada modelo..... 137

RESUMEN

Título: Relación productividad – diversidad dentro y entre niveles tróficos de un ecosistema de pastizal

Existe un interés histórico por las relaciones diversidad-productividad dentro y entre niveles tróficos y las relaciones diversidad-diversidad y productividad-productividad entre niveles tróficos. Sin embargo, no existe consenso en la forma de las relaciones, sus determinantes, los mecanismos subyacentes o la dirección causal entre las variables. El objetivo central fue analizar las relaciones mencionadas en un ecosistema de pastizal inundable a diferentes escalas espacio-temporales a lo largo de gradientes ambientales. Se realizaron dos experimentos observacionales a escala de comunidad y metacomunidad con respuestas de plantas, uno en lagos de Uruguay y otro en comunidades circundantes a lagos en Argentina y un experimento manipulativo en la matriz del pastizal de Argentina que integró respuestas de plantas e invertebrados. En los lagos la relación diversidad-productividad fue positiva y dependió de variables ambientales y de la escala espacial y temporal. En las comunidades circundantes la relación fue positiva, dependió de variables ambientales y la escala espacial, pero no de la temporal. En el experimento manipulativo, la disminución de la productividad de productores primarios redujo su diversidad. Contrariamente, la disminución de la diversidad aumentó la productividad, aunque sólo en condiciones iniciales de productividad primaria intermedia. Dentro de los niveles tróficos de consumidores las relaciones diversidad-productividad fueron positivas. Entre los niveles tróficos, las cascadas ascendentes estuvieron dadas por la productividad primaria y no por su diversidad: la disminución de la productividad primaria redujo la diversidad de herbívoros, aumentó la de omnívoros y no afectó la de carnívoros. La presencia de consumidores produjo una cascada descendente que disminuyó la diversidad y productividad primaria. En síntesis la relación diversidad-productividad primaria no solo es una propiedad del sistema, sino también una consecuencia de las variaciones ambientales, de la escala espacial y temporal y del sentido causal considerado. Además, la productividad primaria afecta a los consumidores y estos afectan la diversidad y la productividad primaria, pero no a su relación.

Palabras clave: *comunidad y metacomunidad, escala espacial y temporal, gradientes ambientales, cascadas tróficas ascendentes y descendentes, lagos someros temporales, productores primarios, macrófitas, invertebrados, herbívoros, omnívoros, carnívoros.*

ABSTRACT

Title: Diversity-productivity relationship within and through trophic levels on a grassland ecosystem

All combinations of pair-wise relationships between diversity and productivity within and across trophic levels have been widely evaluated. However, there is no consensus on the shape of the relationships and the underlying causes. The main objective of this thesis was to analyze these relationships on flooding grassland ecosystems across environmental gradients and at different spatial and temporal scales. Two observational experiments were realized across community and metacommunity scales, focusing on primary producers. The first one in ponds within a flooding grassland in Uruguay and the second in surrounding plant communities of ponds in Argentina. A manipulative experiment was performed to evaluate the responses of plants and invertebrates in the flooding grasslands of Argentina. The diversity-productivity relationship pattern in ponds was positive, its strength and shape depended on environmental variables and the spatial scale, and changed idiosyncratically through time. Similarly, on the grassland matrix the diversity-productivity relationship was positive and depended on environmental variables and on the spatial scale, but did not change over time. The manipulative experiment showed that reducing the initial plant productivity decreased final plant diversity. Contrary, reducing initial diversity increased final productivity, but only at intermediate initial productivity. The diversity-productivity relationships among consumers were positive. Bottom-up effects were given by primary productivity and not by plant diversity: a decrease on initial primary productivity decreased herbivore diversity, increased omnivore diversity and did not affect carnivore diversity. Top-down effects given by presence of consumers decreased diversity and productivity of primary producers. In synthesis, the diversity-productivity relationship in plants is not only a property of the system, but also a consequence of environmental variations, the spatial and temporal scale, and the causal direction considered. Moreover, primary productivity affected the consumers, which in turn affected plant diversity and productivity, but did not affect the diversity-productivity relationship of the plant community.

Key words: *community and metacommunity, spatial and temporal scale, environmental gradients, top-down and bottom-up cascades, temporary shallow lakes, invertebrates, herbivores, omnivores, carnivores.*

CAPITULO I

Introducción

1.1. Introducción general

Los ecosistemas cumplen funciones imprescindibles en el mantenimiento de la vida en el planeta como fijación de carbono, de nitrógeno y otros elementos y regulan los ciclos bio-geoquímicos, entre otras funciones. La productividad de los ecosistemas es una variable clave e integradora del funcionamiento ecosistémico. La biodiversidad (referida en términos generales a la diversidad genética, de especies o funcional) y en particular la diversidad de especies, es decir el número de especies y sus abundancias relativas en la comunidad, es otra variable clave de los ecosistemas y ha sido foco de interés desde los inicios de la biología (Darwin 1859). Dada la importancia del funcionamiento y del potencial papel de la biodiversidad de los ecosistemas, la relación biodiversidad-funcionamiento ecosistémico se ha convertido en un tema central de investigación en las últimas décadas (Loreau *et al.* 2001, Duffy *et al.* 2007, Loreau 2010). En los últimos tiempos se han logrado avances teóricos y acumulado evidencias empíricas, pero no se ha logrado un consenso sobre la forma, sus determinantes y los mecanismos clave de la relación biodiversidad-productividad ni se ha logrado una mayor integración con el resto de la teoría ecológica (Loreau *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Duffy *et al.* 2007). El marco teórico de la relación biodiversidad-productividad provee numerosos trabajos que abarcan en mayor o menor medida las relaciones posibles entre la biodiversidad y la productividad de los diferentes niveles tróficos de un sistema. Las evidencias encontradas sugieren que la fuerza de cada una de estas relaciones entre y dentro de los niveles tróficos sobre la estructura (biodiversidad) y el funcionamiento ecosistémico (productividad) varía según el sistema, la escala espacial, los niveles tróficos incluidos en el análisis e incluso la identidad de los organismos presentes y sus atributos individuales (Loreau 2010).

En ecología de comunidades existe un interés histórico por la relación entre la cantidad de energía basal (productividad basal o recursos) y la estructura de la red trófica (número de niveles tróficos, número de conexiones entre niveles, biodiversidad dentro de niveles tróficos, etc., Rosenzweig y Abramsky 1993). La energía disponible puede afectar a la biodiversidad y a la productividad de la red trófica (Williams y Martinez 2000, Arim y Jaksic 2005, Arim *et al.* 2007a, b). Por otra parte, las relaciones en una red trófica tienen profundas consecuencias sobre los patrones regionales de productividad primaria y secundaria (McNaughton *et al.* 1989, Oesterheld *et al.* 1992). La eficiencia con la cual la energía es transmitida a posiciones superiores de la red trófica es un determinante clave del efecto que ésta puede tener sobre la estructura comunitaria (Elton 1927, Lindeman 1942, Hutchinson 1959, Arim *et al.* 2007 a, b). Por esto, de la búsqueda de confluencias entre teoría de redes tróficas y ecosistemas deberían surgir importantes aportes para ambas áreas del conocimiento. Por lo dicho, si bien existen numerosos trabajos que estudian la relación biodiversidad-productividad para distintos grupos taxonómicos y en diversos sistemas (Mittelbach *et al.* 2001), no existe un claro consenso sobre los patrones, los mecanismos subyacentes, la causalidad de la relación o incluso el efecto de la escala espacial y temporal y los gradientes

ambientales sobre la relación (Loreau 2010).

1.1.1. Patrones generales de la relación diversidad-productividad, la influencia de la escala espacial y temporal y de los gradientes ambientales.

La gran cantidad de trabajos que analizaron la relación diversidad-productividad, mostraron variadas formas de la relación, y por lo tanto no arribaron a un consenso sobre las características de la relación. Se han mostrado relaciones positivas lineales y asintóticas, aunque también se han encontrado lineales negativas, unimodales positivas y negativas, o incluso ausencia de relación (Hector *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Thompson *et al.* 2005, Mokany *et al.* 2008, Chalcraft 2013). Esta discrepancia de relaciones funcionales podría estar dada por la escala espacial abordada, desde una escala de unidad muestral o local hasta una escala de paisaje o incluso regional (Cardinale *et al.* 2004). Estudios teóricos y empíricos muestran distintas relaciones según la escala espacial abordada. A pequeña escala espacial, la diversidad y la productividad pueden no estar relacionadas, o estarlo de forma lineal positiva o unimodal negativa con su máximo de productividad a diversidad intermedia (un abordaje teórico: Bond y Chase 2002, un abordaje empírico: Hector *et al.* 1999). A escala de paisaje, la relación lineal positiva también aparece, pero surge a esta escala la forma unimodal positiva, con su mínimo de productividad a diversidad intermedia (Loreau *et al.* 2001, Hector *et al.* 1999, Chalcraft 2013).

La escala temporal del análisis podría ser un factor determinante de la variación de la relación diversidad-productividad, debido a cambios en el tiempo de las condiciones ambientales y en los mecanismos subyacentes (Waide *et al.* 1999). No obstante, la gran mayoría de los trabajos consideran pequeñas escalas temporales o incluso una sola fecha y por lo tanto no pueden analizar la variabilidad temporal de la relación para un mismo sistema (Cardinale *et al.* 2004, Giller *et al.* 2004). Recientemente, trabajos de larga duración han generado grandes avances en la relación entre la diversidad y la productividad (Isbell *et al.* 2009, 2011, 2013).

Las variables ambientales podrían influir sobre la fuerza y forma de la relación diversidad-productividad a distintas escalas espaciales (Loreau 2010). Trabajos observacionales de gran escala espacial sugieren que los gradientes ambientales que se encuentran a gran escala espacial afectan la relación diversidad-productividad en la escala espacial grande (Grace *et al.* 2007, Simova *et al.* 2012). En cambio, a pequeña escala espacial son escasos los trabajos que consideran el posible efecto de un gradiente ambiental de pequeña escala espacial sobre la relación diversidad-productividad también a esa escala espacial pequeña (Loreau 2010). Por lo tanto, en términos generales poco se sabe sobre los efectos de las variables ambientales sobre la relación diversidad-productividad.

1.1.2. Causalidad entre la diversidad y la productividad

En 1859 Charles Darwin propuso que existe algún tipo de relación causal entre la diversidad y la productividad de los ecosistemas. Desde *El origen de las especies* y a lo largo de la historia de la Ecología, la relación diversidad-productividad ha sido abordada con enfoques opuestos sobre la causalidad entre estas variables (Cardinale *et al.* 2009). En los inicios se consideró a la diversidad como una consecuencia de la variación de la productividad de los ecosistemas. En cambio, a partir de 1990 el foco pasó a estar en los efectos la biodiversidad sobre la productividad primaria (Tilman 2000). El cambio de sentido causal fue motivado por la creciente pérdida de biodiversidad en el planeta y la preocupación por las consecuencias de esta pérdida sobre las funciones ecosistémicas y en especial sobre la productividad primaria. Como consecuencia, un gran número de trabajos manipularon la biodiversidad de las comunidades y evaluaron los efectos sobre el funcionamiento ecosistémico. En particular para productores primarios, trabajos de gran porte, como Cedar Creek, BIODEPTH y algunos proyectos LTER utilizaron fundamentalmente la siembra de especies para generar un gradiente de diversidad en parcelas replicadas en el paisaje mantenidas a lo largo del tiempo y para evaluar los efectos sobre atributos de funcionamiento ecosistémico, con énfasis en variables directamente relacionadas con la productividad primaria.

A pesar de este cambio conceptual según la dirección causal analizada, son pocos los trabajos que analizan críticamente la bidireccionalidad causal de la relación. Existe una gran cantidad de trabajos en la literatura en una y en otra dirección causal. Así lo puntualizan algunas revisiones (Loreau 2010) y meta-análisis que a pesar de utilizar distintas bases de datos, abarcan solamente una porción de la gran cantidad de trabajos publicados (Strong 2010, Cusens *et al.* 2012). Solo unos pocos trabajos han puntualizado y discutido la bidireccionalidad de la relación (p. ej., Waide *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Schmid 2002, Cardinale *et al.* 2009, Loreau 2010). A pesar de estos trabajos, el énfasis en Ecología continúa con el foco en la búsqueda de los patrones existentes en uno u otro sentido, más que en buscar las consecuencias del cambio de la dirección causal sobre la forma de las relaciones. Menos aun son los trabajos que analizan y discuten la dirección causal y los mecanismos detrás de las relaciones observadas en un mismo trabajo experimental.

1.1.3. Aspectos que contribuyen a la falta de consenso y que motivan esta tesis

Existen siete aspectos clave en la relación diversidad-productividad que contribuyen a la falta de consenso en los mecanismos y en la forma de la relación. Primero, las relaciones observadas pueden variar según la escala espacial considerada (Waide *et al.* 1999, Loreau 2010, Chase y Leibold 2002, Chalcraft 2013). En particular, las

condiciones de diversidad regional y local así como el grado de conectividad, es decir subsidio y migración, entre las comunidades en distintas escalas espaciales, pueden ser determinantes de la relación diversidad-productividad a cada escala espacial (Chase y Ryberg 2004, Loreau 2010). Segundo, las relaciones observadas podrían variar según la escala temporal analizada, debido a cambios en los mecanismos actuantes a lo largo del tiempo. Por lo tanto, ampliar la corta escala temporal frecuentemente analizada a experimentos de larga duración sería clave para una mejor comprensión de la relación diversidad-productividad. Tercero, las variables ambientales afectan la relación diversidad-productividad y han sido muy poco consideradas (Thompson *et al.* 2005, Huston y McBride 2002, Petchey y Gaston 2002, Giller *et al.* 2004, Hooper *et al.* 2005, Grace *et al.* 2007). Cuarto, la consideración de la riqueza de especies y la equitatividad de las comunidades podría ser determinante de las relaciones observadas y de los mecanismos actuantes. Algunas predicciones teóricas y observaciones experimentales (Yachi y Loreau 1999, Balvanera *et al.* 2006, Wittebolle *et al.* 2009) sugirieron que los cambios en la equitatividad pueden tener fuertes efectos sobre la productividad. Recientemente algunos trabajos (Isbell *et al.* 2008, 2009, 2011, 2013) separaron los efectos de la diversidad en sus componentes de riqueza y equitatividad y señalaron que a lo largo del tiempo y mediante diferentes mecanismos, la riqueza y la equitatividad tienen efectos distintos sobre la productividad primaria. Esto muestra la importancia de la consideración de la diversidad en sus atributos de riqueza y equitatividad a lo largo del tiempo. Quinto, la mayoría de los trabajos consideran un solo nivel trófico y por lo tanto se conoce comparativamente mucho menos la relación diversidad-productividad entre niveles tróficos (relaciones ascendentes o descendentes). Sexto, a pesar de que hay trabajos que analizan relaciones verticales, existen al menos dos características de estos trabajos que contribuyen a la falta de consenso en patrones y mecanismos. Por un lado, la mayoría de los trabajos se enfocan en relaciones verticales de una o unas pocas especies y observan por lo tanto cascadas específicas o poblacionales. Por otro lado, dentro de los estudios de cascadas comunitarias, la opción más frecuente es la consideración de los consumidores como un nivel trófico único, en contraposición a la consideración de cada uno de los niveles tróficos por separado. Esta última característica podría enmascarar efectos mediados por relaciones entre herbívoros, carnívoros y omnívoros. Por lo tanto, este tipo de resultados reduccionistas de la complejidad natural de las redes tróficas podría llevar a la confusión de los mecanismos que subyacen los patrones observados. Séptimo, la relación diversidad-productividad ha sido estudiada principalmente en ecosistemas terrestres, típicamente pastizales, sistemas marinos, marismas y en sistemas de agua continental, típicamente en sistemas lóticos. Los sistemas lénticos y en particular los lagos someros temporales no han sido prácticamente explorados a pesar de ser buenos sistemas modelos (como puntualizaron Waide *et al.* 1999, Giller *et al.* 2004, Mokany *et al.* 2008). Menos aún se han estudiado los patrones de diversidad-productividad en las transiciones entre sistemas, como por ejemplo el área ecotonal entre los lagos someros temporales y las comunidades vegetales del pastizal. Esto aumenta la incertidumbre sobre la dependencia de patrones con los sistemas estudiados. Por lo tanto sumar sistemas nuevos o poco representados es un aporte relevante.

En conocimiento de estos siete aspectos mencionados se realizó esta tesis

doctoral con dos experimentos observacionales con respuestas del nivel trófico de plantas y un experimento manipulativo que integra respuestas de plantas y de tres niveles tróficos de consumidores. En los primeros dos experimentos se analizó la variación de la relación diversidad-productividad de plantas para distintas escalas espaciales, a lo largo del tiempo y gradientes ambientales. En ambos experimentos se analizaron los cambios en la relación entre la riqueza de especies y la productividad al incorporar a la equitatividad y a características ambientales como variables explicativas. El primer experimento observacional se realizó dentro de un ecosistema poco representado como los lagos someros temporales, mientras que el segundo abarcó las zonas ecotonales entre los lagos y el pastizal circundante con comunidades vegetales bien definidas. Ambos experimentos incluyeron gradientes ambientales de variables de tamaño y heterogeneidad interna de cada sistema, dado que tienen un fuerte efecto potencial sobre la diversidad y podrían afectar la relación diversidad-productividad mediante efectos de interacción. En el experimento manipulativo, se analizó la bidirección causal de la relación diversidad-productividad primaria para productores primarios, la relación correlativa diversidad-productividad dentro de herbívoros, omnívoros y carnívoros y la complejidad multitrófica de los efectos de las relaciones ascendentes y descendentes mediante cascadas entre productores primarios, herbívoros, omnívoros y carnívoros.

1.1.4. Aspectos más originales de la tesis

Se realizaron dos experimentos observacionales con respuestas del nivel trófico de plantas y un experimento manipulativo que integró respuestas de las plantas y de tres niveles tróficos de invertebrados. Para la realización de estos experimentos se utilizaron dos sitios similares de pastizales inundables con lagos temporales, sus comunidades vegetales circundantes y la matriz de pastizal donde se encuentran. El primer experimento observacional tuvo como componente clave tres características fundamentales: las dos escalas espaciales de análisis, la gran escala temporal que se abarcó y los fuertes gradientes ambientales de tamaño y heterogeneidad interna de los lagos. Además, el primer experimento fue realizado dentro de los lagos someros temporales, sistema poco representado en trabajos previos. El segundo experimento observacional, fue realizado en un sistema de comunidades vegetales asociadas a los lagos someros temporales y a un gradiente ambiental. Esta condición posibilitó el análisis de la relación diversidad-productividad dentro y entre comunidades vegetales asociadas al gradiente ambiental, para dos escalas espaciales y a lo largo del tiempo. Este sistema, al igual que los lagos someros temporales, son sistemas muy poco o nada representados en trabajos previos.

El experimento manipulativo suma originalidad por sus aproximaciones metodológicas y complejidad por la consideración de la bidireccionalidad causal de la relación biodiversidad-productividad dentro de productores primarios y por la inclusión de la red trófica en el análisis de la relación biodiversidad-productividad. En ecología existen dos grandes grupos de experimentos manipulativos de comunidades vegetales

donde se manipula la diversidad de plantas (Díaz *et al.* 2003). En primer lugar se encuentran los más representados, los denominados Experimentos de Ensamblajes Sintéticos, basados en sembrar especies vegetales y generar un gradiente de riqueza de especies y de grupos funcionales para evaluar el efecto sobre el funcionamiento ecosistémico (ej. Cedar Creek, BIODEPTH). En segundo lugar y en menor medida representados se encuentran los Experimentos de Remoción, basados en la remoción de especies y grupos funcionales de una comunidad ya establecida y su efecto sobre el funcionamiento ecosistémico (algunos artículos recientes: Symstad y Tilman 2001, Flombaum y Sala 2008, Longo *et al.* 2013). Los primeros resultan ventajosos por el alto grado de control de las variables, los segundos poseen la ventaja de operar en un ensamblaje comunitario resultante de un conjunto de procesos y mecanismos actuantes (subsídios, migración, competencia, complementariedad, facilitación, etc) que dan lugar a una comunidad saturada en la utilización de recursos y un alto grado de empaquetamiento de nicho, mientras que en los Experimentos de Ensamblajes Sintéticos el empaquetamiento de nicho es menor y la disponibilidad de recursos para las especies presentes es mayor. Estas diferencias de la historia de las comunidades pueden generar diferentes tipos y magnitudes de respuesta sobre el funcionamiento ecosistémico y por lo tanto sobre la productividad.

La mayoría de los experimentos de manipulación de diversidad no contemplan simultáneamente la complejidad horizontal y vertical de la red trófica (Reiss *et al.* 2009). Si bien numerosos trabajos enfatizan la importancia de relaciones ascendentes y descendentes, son en realidad muy pocos los experimentos que las consideran. Los trabajos que consideran la dimensión vertical son Experimentos de Ensamblajes Sintéticos basados en sistemas poco diversos donde los efectos de cascada ascendentes o descendentes ocurren a nivel de una o unas pocas especies y no a nivel comunitario (Schmitz *et al.* 2000, Schmitz 2003, Díaz *et al.* 2003). Por otra parte, es importante remarcar la escasa consideración de los invertebrados herbívoros en experimentos de manipulación de la comunidad vegetal en el análisis de la relación diversidad-funcionamiento ecosistémico. Con el propósito de considerar interacciones de tipo vertical y horizontal se utilizó en el experimento manipulativo, un tratamiento de exclusión de invertebrados para el análisis de relaciones ascendentes y descendentes de una red trófica y cómo la existencia de estas interacciones puede modificar la relación diversidad-productividad de productores primarios. Algunos aspectos de la interacción entre niveles tróficos serán abordados en búsqueda de la causalidad entre las variables mediante el experimento manipulativo.

1.1.5. Sistema modelo

Esta tesis está basada en ecosistemas de pastizal inundable con lagos someros temporales, las comunidades vegetales circundantes a los lagos y la matriz del pastizal. Este tipo de ecosistema ha sido poco abordado por los trabajos del marco teórico de la relación biodiversidad-productividad. Los lagos someros son leves depresiones de

variados tamaños en suelos llanos que se encuentran llenos de agua durante el otoño e invierno, época en que los aportes pluviales superan las pérdidas por evaporación y escorrentía y luego se secan al comienzo de los días de mayores temperaturas de primavera y verano. A nivel mundial, los lagos someros temporales y el pastizal circundante conforman un sistema modelo de estudio con una serie de ventajas. Por ejemplo, presentan una gran diversidad de organismos con diferentes adaptaciones a este particular régimen hídrico (Burkart *et al.* 1990, Perelman *et al.* 2001, Williams 2005, Laufer *et al.* 2009, Ziegler *et al.* 2013). Además, el gradiente de áreas de los lagos con límites claramente definidos por la presencia del agua provee una oportunidad para el estudio de diferentes procesos y patrones dependientes de la escala (Loreau *et al.* 2004, Petchey y Gaston 2002, Chase y Leibold 2002, Giller *et al.* 2004). A pesar de poseer una variación de tamaños de órdenes de magnitud son suficientemente pequeños como para ser estudiados en detalle. De esta forma, mediante medidas sencillas de variables ambientales se puede obtener una buena aproximación de la heterogeneidad ambiental de los lagos. Asimismo, la posición topográfica de los lagos y su dinámica de anegamiento conlleva un gradiente ambiental desde el centro de los lagos hacia la parte alta del pastizal. Este gradiente topográfico y ambiental está asociado a comunidades vegetales dispuestas a lo largo del gradiente en anillos concéntricos alrededor de los lagos que están fuertemente asociadas al gradiente ambiental y topográfico (Burkart *et al.* 1990, Perelman *et al.* 2001, Batista *et al.* 2005, Chaneton 2005).

1.1.6. Objetivos generales

Esta tesis tiene cinco objetivos generales: 1) Mediante un experimento observacional en Uruguay, analizar la relación diversidad-productividad de plantas en lagos someros temporales a diferentes escalas espaciales y temporales y a lo largo de gradientes ambientales, 2) Mediante un experimento observacional en Argentina, analizar la relación diversidad-productividad de plantas dentro y entre comunidades vegetales del pastizal asociadas a los lagos someros temporales, a lo largo de tres años de muestreo y a lo largo de gradientes ambientales. Mediante un experimento manipulativo en Argentina, analizar el efecto de 3) la diversidad sobre la productividad de plantas y viceversa y la influencia de las variables ambientales en la relación, 4) la diversidad y la productividad de plantas sobre la diversidad y la productividad de los invertebrados herbívoros, carnívoros y omnívoros y la influencia de las variables ambientales en las relaciones, 5) la presencia de la red trófica de invertebrados sobre la diversidad y la productividad de productores primarios y la influencia de las variables ambientales en las relaciones.

1.2. Estructura de la tesis

Para lograr estos cinco objetivos generales la tesis se compone de tres capítulos de resultados originales, cada uno con sus objetivos particulares. Los capítulos II y III están basados en experimentos observacionales y por lo tanto no se hacen explícitas hipótesis y predicciones. En cambio el capítulo IV es manipulativo y por lo tanto contiene hipótesis y predicciones. Esta tesis representa un estudio original que no pretende resolver la falta de consenso en las relaciones mencionadas. Sin embargo, pretende mostrar elementos novedosos que puedan ser utilizados para abordar la problemática de una manera innovadora, mediante la consideración de sistemas modelos como los pastizales inundables con sus lagos las comunidades circundantes asociadas y experimentos de manipulación con metodologías novedosas.

1.2.1. Capítulo II

"Relación biodiversidad-productividad en lagos someros: patrones comunitarios y metacomunitarios a lo largo del tiempo y de gradientes ambientales".

Este capítulo está asociado al objetivo general 1 y se centra en los patrones correlativos observados en un sistema de lagos someros temporales de Uruguay. En el capítulo se introduce la variabilidad de patrones encontrados en la literatura para distintos sistemas y se muestran análisis correlativos de la relación biodiversidad-productividad para productores primarios, la influencia de las variables ambientales ligadas a la diversidad, la influencia de las escalas espaciales y la variabilidad de la relación a lo largo de cinco años de muestreo.

1.2.3. Capítulo III

"Relación biodiversidad-productividad dentro y entre comunidades vegetales asociadas a lagos someros temporales de un pastizal inundable".

Este capítulo está asociado al objetivo general 2 y se centra en un sistema de pastizal inundable con lagos someros temporales dispersos en el paisaje, donde cada lago somero está rodeado por tres comunidades (de aquí en adelante llamadas unidades de vegetación), con distinta composición de especies. El análisis corresponde a la relación diversidad-productividad dentro y entre las unidades de vegetación, mediante relaciones correlativas con una introducción a los posibles mecanismos subyacentes. La disposición de las unidades de vegetación dispuestas en anillos concéntricos alrededor

de los lagos responde a un gradiente ambiental topográfico que resulta de gran interés para analizar la injerencia de las variables ambientales en la relación diversidad-productividad. Por otra parte, la consideración de las unidades de vegetación introduce la posibilidad de que la relación diversidad-productividad sea distinta entre las unidades de vegetación incluso dentro de un mismo sistema.

1.2.4. Capítulo IV

"Relaciones causales y correlativas entre la diversidad y la productividad de niveles tróficos de un pastizal natural asociado a lagos someros temporales".

El cuarto capítulo consta del análisis de un experimento manipulativo y está asociado a los objetivos generales 3, 4 y 5. Se centra en el análisis de las relaciones causales para una red trófica de una comunidad de la matriz de pastizal analizado en el capítulo III. En sentido horizontal, se introduce el análisis de la causalidad de la relación diversidad-productividad dentro de productores primarios y un análisis correlativo de la relación diversidad-productividad dentro de cada nivel trófico de consumidores invertebrados. En sentido vertical y ascendente se analiza el efecto de la diversidad y la productividad primaria sobre la diversidad y productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros. En sentido vertical y descendente se analiza el efecto de la presencia de la red trófica de consumidores sobre la diversidad y la productividad primaria.

CAPITULO II

Experimento mensurativo en Uruguay

**Relación biodiversidad-productividad en lagos someros: patrones
comunitarios y metacomunitarios a lo largo del tiempo y de gradientes
ambientales**

Este capítulo ha sido publicado en Austral Ecology:

Piñeiro-Guerra, J.M., Fagúndez-Pachón, C., Oesterheld, M., & Arim, M. (2014) Biodiversity-productivity relationship in ponds: Community and metacommunity patterns along time and environmental gradients" *Austral Ecology*
DOI: 10.1111/aec.12149

2.1. Introducción

La relación biodiversidad-productividad de productores primarios es bidireccional en términos de su causalidad: la biodiversidad afecta a la productividad y viceversa (Loreau *et al.* 2001, Schmid 2002, Cardinale *et al.* 2009). A pesar de que los experimentos pueden aislar las dos direcciones causales, en el campo se ven patrones de correlación. Estos patrones son varios y la comprensión actual de esa variedad es limitada. La escala espacial de análisis y el contexto ambiental pueden estar altamente asociados con la variedad de los patrones de correlación entre la productividad y la diversidad (Chase y Leibold 2002, Chase y Ryberg 2004). En el escenario actual de pérdida de biodiversidad y el acelerado cambio global ambiental, conocer las variaciones de la diversidad y la productividad primaria a lo largo de fuertes variaciones de las variables ambientales es uno de los principales desafíos en ecología.

Los patrones más frecuentemente observados en diseños experimentales y en el campo son incrementos lineales y asíntóticos de la productividad conforme aumenta la diversidad pero varios estudios han mostrado patrones unimodales positivos y negativos, lineales negativos y ausencia de la relación (Hector *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Thompson *et al.* 2005, Mokany *et al.* 2008, Chalcraft 2013). La escala de análisis (de local a paisaje) y el contexto ambiental podría dar cuenta de esa variabilidad de la relación diversidad-productividad (Cardinale *et al.* 2004). A escala local (de aquí en adelante nivel de comunidad), la mayoría de los trabajos empíricos muestran que la relación riqueza-productividad es tanto lineal positiva como no significativa (Tilman *et al.* 2001, Chalcraft 2013), mientras que trabajos teóricos sugieren que la productividad puede alcanzar un máximo a riquezas intermedias (unimodal negativo, Bond y Chase 2002), un patrón menos frecuente en el campo (Hector *et al.* 1999). A escala de paisaje, (de aquí en adelante nivel de metacomunidad, Leibold *et al.* 2004: comunidades dispersas que están conectadas por dispersión de las múltiples especies posibles), relaciones positivas, ambas lineales y unimodales, fueron observadas (Loreau *et al.* 2001, Hector *et al.* 1999, Chalcraft 2013).

Las variables ambientales podrían directamente asociarse con la diversidad y la productividad o podrían modificar la relación entre estas dos (Loreau *et al.* 2001). En ecosistemas con límites naturales, como los lagos, el tamaño es una variable importante que afecta la diversidad y la productividad (Waide *et al.* 1999). Además, la heterogeneidad ambiental está asociada con la diversidad debido a que aumenta el número de nichos que pueden cohabitar en el ecosistema (Héroult y Thoen 2008). También puede afectar a la productividad por el incremento de la probabilidad de incluir hábitats más productivos (Van de Bogert *et al.* 2012). El fuerte efecto del área y la heterogeneidad sobre la diversidad (Rosenzweig 1995, Olff y Ritchie 2002, Ritchie 2010) y su potencial efecto sobre la relación diversidad-productividad sugiere que estas variables ambientales podrían dar cuenta de la variabilidad de los patrones de la relación diversidad-productividad (Loreau *et al.* 2001).

La variación de los patrones de la relación diversidad-productividad podría

también ser capturada por variaciones temporales de las condiciones ecosistémicas y de la fuerza y naturaleza de los mecanismos que regulan la relación diversidad-productividad. Variaciones estacionales o inter anuales de los factores bióticos y abióticos podrían cambiar la forma y la fuerza de la relación diversidad-productividad (Waide *et al.* 1999). Sin embargo, la mayoría de los experimentos manipulativos y observacionales han considerado periodos de tiempos cortos, usualmente una fecha de muestreo y no han sido capaces de detectar variaciones temporales de la relación diversidad-productividad dentro de un sistema (Cardinale *et al.* 2004, Giller *et al.* 2004). Algunos estudios de largo plazo sobre la conexión entre la diversidad y las funciones ecosistémicas han mostrado variaciones temporales de la relación y han remarcado el papel de algunas especies en años particulares (Isbell *et al.* 2011, 2013).

La mayoría de los estudios de la relación diversidad-productividad se han llevado a cabo en pastizales (Balvanera *et al.* 2006). Los lagos someros temporales tienen tres propiedades que los hacen un buen sistema modelo para el análisis específico de la influencia de la escala espacial, las condiciones ambientales y la escala temporal sobre la relación diversidad-productividad. Primero, el tamaño de los lagos, determinado por el área y la profundidad, altamente variable entre lagos provee un relevante gradiente para el análisis. Segundo, el promedio y la variación interna de la profundidad es una fuente principal de heterogeneidad de hábitat (Laufer *et al.* 2009, Arim *et al.* 2010, 2011). Estos dos factores podrían afectar directamente a la diversidad y la productividad y entonces dar cuenta de parte de la variabilidad de los patrones de la relación diversidad-productividad. Por último, los lagos presentan un gran rango de productividad, lo que incrementa la potencialidad de encontrar relaciones diversidad-productividad significativas.

En resumen, tres fuentes de variación podrían estar asociadas con la relación diversidad-productividad. Primero, la escala espacial de análisis podría revelar diferentes relaciones a nivel de comunidad y metacomunidad. Segundo, las condiciones ambientales (por ejemplo área y heterogeneidad) podrían estar asociadas con la diversidad y la productividad o con la relación entre ambas. Tercero, la duración de los estudios experimentales y los observacionales limitan el rango de patrones que pueden ser detectados (Diaz *et al.* 2003). Estos factores han sido independientemente analizados en estudios de la relación diversidad-productividad pero sus variaciones naturales y simultáneas han sido raramente estudiadas. Además, algunos ecosistemas como los lagos temporales han sido empíricamente sub-representados. El principal objetivo fue analizar la relación entre la diversidad y la productividad de comunidades de vegetales en lagos someros temporales a nivel de comunidad y metacomunidad y cómo la relación varía al considerar las variables ambientales a lo largo de 12 fechas en un periodo de cinco años.

2.2. Materiales y Métodos

El sitio de estudio se localiza en el borde norte de la Laguna de Castillos en la región de

Humedales del Este del Uruguay, declarado Reserva de Biosfera por el programa MAB de la UNESCO, usado en el presente para ganadería bovina (34°15'24.38"S, 53°58'29.79"W, Laufer *et al.* 2009, Arim *et al.* 2010, 2011). El paisaje está compuesto por numerosos lagos someros temporales naturales de forma oval dispersos en una matriz de pastizal sub húmedo en un área que abarca aproximadamente 5 km² bajo condiciones edáficas y climáticas similares.

Cada año desde el otoño hasta comienzos de la primavera, el pastizal recibe numerosos pulsos de lluvia, los que juntos a la baja radiación y temperatura de las estaciones producen el llenado de los lagos temporales. Típicamente, los lagos se llenan con las primeras lluvias del otoño y permanecen en esa condición hasta el final de la primavera. Con el comienzo de la inundación la composición de especies vegetales cambia de pastizal subhúmedo a macrófitas acuáticas.

Se analizó la relación diversidad-productividad de plantas y la influencia de las variables ambientales a nivel de comunidad y metacomunidad (de acuerdo con Leibold *et al.* 2004) para 12 fechas de muestreo a lo largo de cinco años. El nivel de metacomunidad refiere a la comparación entre lagos, cuya área varió en cuatro órdenes de magnitud (2,5 a 127378 m²). El nivel de comunidad refiere a la comparación entre las unidades muestrales (marcos de muestreo de 400 cm²) dentro de los lagos.

Se muestrearon 52 lagos en doce fechas: Septiembre de 2005, Mayo y Junio de 2006; Junio, Julio y Agosto de 2007; Junio, Agosto y Octubre de 2008; Junio, Julio y Octubre de 2009. En cada fecha, los 52 lagos fueron visitados pero solo aquellos que contenían agua fueron muestreados (mínimo de 10, máximo 52 lagos). Combinando todas las fechas de muestreo se muestrearon 377 lagos y 1954 unidades muestrales. La base de datos correspondiente al mes de Julio de 2007 fue utilizada en la tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas de Piñeiro-Guerra (2008).

Para cada lago, se marcó dos diámetros, un diámetro principal (la mayor línea posible que pase por el centro del lago) y un diámetro secundario que corrió perpendicular al primero. La forma y el área de los lagos estuvieron determinados por el límite del agua y variaron entre las fechas. Por lo tanto, los diámetros y la ubicación de las unidades muestrales variaron entre fechas de muestreo. Las unidades muestrales para la biomasa y diversidad fueron ubicadas a lo largo del diámetro principal. Para diámetros ≤ 10 m, las unidades muestrales estuvieron espaciadas por 2 metros. Para diámetros entre 10 y 50 m, se ubicaron 5 unidades muestrales a intervalos equidistantes. Para diámetros > 50 m, se añadieron unidades muestrales a intervalos de 10 m hasta alcanzar el límite de agua del lago. En cada unidad muestral se cosechó la biomasa aérea, sumergida y sobre el agua. La biomasa fue clasificada en verde y seco. Solo la biomasa verde fue identificada por especies y secada en estufa (60-80°C) durante 72 horas. La profundidad del agua fue medida en cada unidad muestral junto con la biomasa y la riqueza y además en una posición intermedia entre dos unidades muestrales consecutivas. El número de montículos de tierra seca sobre el espejo de agua, de aquí en más "islas", fueron contabilizadas a lo largo de los dos diámetros de cada lago. La densidad de islas fue calculada como la razón entre el número de islas y la

longitud del diámetro (Sutherland 2006) lo que indica: la heterogeneidad interna del lago y la cantidad de límites acuático-terrestres que podrían afectar la productividad, la diversidad y la relación entre éstas. Cuando la posición de una unidad muestral coincidió con la presencia de una isla, se colocó la unidad muestral en el lugar con agua que estuviese lo más próximo posible al diámetro mayor. De esta manera la vegetación de las islas no fue incluida en el muestreo.

En cada nivel (comunidad y metacomunidad) y fecha, la relación directa entre la producción de biomasa y la riqueza de especies fue estimada por el promedio de las relaciones lineales y cuadráticas (Sokal y Rohlf 1995). Luego, se evaluó la influencia de las variables ambientales y la equitatividad sobre esa relación directa. En reconocimiento de que las comunidades locales fueron moduladas por procesos locales y de paisaje (Cornell 1992, Loreau 2000, Leibold *et al.* 2004, Barton *et al.* 2013), a nivel de comunidad se tomaron en cuenta variables de escala de paisaje (área y heterogeneidad de los lagos).

Al considerar las variables ambientales no se tuvo el interés de explicar la enorme variación de la productividad, sino evaluar su papel como potenciales modificadores de la relación diversidad-productividad. El tamaño y la heterogeneidad de los ecosistemas están potencialmente conectados con la biodiversidad y como resultado podrían afectar la relación diversidad-productividad ya sea por cambiar su forma o haciéndola evidente. En particular, el presente estudio no tiene como objetivo dar cuenta de la variación de la productividad dentro y entre los lagos temporales sino identificar las variables que podrían modificar la relación entre la diversidad y la productividad. En el sistema analizado se consideró que los factores climáticos y edáficos afectan de manera similar a todos los lagos y por lo tanto las variaciones de productividad y diversidad dentro y entre los lagos serían consecuencia de otros factores que operan a la escala espacial analizada. Las variables ambientales seleccionadas están relacionadas al tamaño y la heterogeneidad de los lagos. Estas variables ambientales podrían afectar la relación diversidad-productividad a través de un efecto sobre ambas variables individualmente o mediante distintas formas de interacción con éstas. Por ejemplo, lagos con similar diversidad podrían tener diferentes productividades si tienen distinta heterogeneidad. Por ejemplo, las pequeñas islas dentro de los lagos podrían actuar como fuente de recursos desde el sistema terrestre al acuático. De manera similar, variaciones de la profundidad podrían representar diferencias en la disponibilidad de luz que podría resultar en más o menos productividad para valores similares de diversidad. Como consecuencia del enfoque de análisis de la relación diversidad-productividad que no intenta dar cuenta de la variación de la productividad, otras variables ambientales directamente relacionadas con la productividad no fueron incluidas.

La biomasa fue usada como estimador de la productividad primaria en todos los análisis (al igual que Tilman *et al.* 1997, Tilman *et al.* 2001, Lambers *et al.* 2004, Adler *et al.* 2011). Cuando los lagos se llenan de agua la composición de plantas cambia de pastizal terrestre a macrófitas acuáticas, por lo tanto la biomasa vegetal cosechada fue producida durante cada estación temporal de inundación. Como resultado, la biomasa de macrófitas verde en pie es producida dentro de la estación de crecimiento y está

relacionada con la productividad. Basados en observaciones directas se supuso que las pérdidas de biomasa por herbívoros domésticos fueron insignificantes y que las pérdidas por senescencia fueron homogéneas entre las unidades muestrales y lagos.. Entonces, se asumió que la variación de la biomasa entre unidades muestrales y lagos refleja la variación de la productividad. A nivel comunitario (unidad muestral) se utilizó el dato de biomasa y riqueza de cada unidad muestral. En cambio, a escala de metacomunidad se obtuvo la media de biomasa de las unidades muestrales y la riqueza se calculó a partir de la lista florística de todas las unidades muestrales del lago juntas. La media de la biomasa vario de 3 g/m² a 596 g/m² a nivel de metacomunidad y de 0 g/m² a 1790 g/m² a nivel de comunidad. La riqueza de especies vario de 2 a 22 especies a nivel de metacomunidad (total en el lago) y entre 1 y 11 especies a nivel de comunidad (unidad muestral). A pesar de que las unidades muestrales parecen muy chicas, éstas incluyeron una gran proporción de la riqueza de especies: en promedio la riqueza de las unidades muestrales representó el 42 % de la riqueza a nivel de metacomunidad. Más aún los lagos estuvieron dominados por pequeñas especies de macrófitas (i.e., *Eleocharis viridans*, *Luziola peruviana*, *Hydrocotyle ranunculoides*, *Leersia hexandra*, *Lilaea scilloides*).

La diversidad estuvo representada por la riqueza de especies, la equitatividad y la interacción entre ellas. Estudios empíricos y teóricos sobre la relación diversidad-productividad se enfocan casi exclusivamente en la riqueza de especies como representación de la biodiversidad. Algunos pocos estudios que explícitamente consideran la equitatividad revelan su papel en el funcionamiento ecosistémico mediante efectos directos o indirectos mediados por la riqueza de especies (Hillebrand *et al.* 2008, Isbell *et al.* 2009). Por esto se decidió no combinar la equitatividad y la riqueza en un índice de diversidad. La consideración independiente de la equitatividad y la riqueza está basada en los potenciales efectos independientes y efectos interactivos de estos dos componentes de la biodiversidad y en la posibilidad de diferentes mecanismos que conecten estas dos métricas con el funcionamiento ecosistémico. La equitatividad estuvo calculada como $H'/\ln S$, donde S es la riqueza y H' es el índice de diversidad de Shannon: $H' = -\sum \ln(p_i)p_i$, donde p_i es la proporción de especies i , *calculado como la frecuencia de aparición, es decir el número de veces que apareció la especie i en el total de unidades muestrales del lago dividido el número de unidades muestrales utilizadas en el lago*. El valor de importancia fue el número de veces que apareció la especie en el total de unidades muestrales del lago. Las variables ambientales fueron tamaño del lago (media de la profundidad y área del lago), heterogeneidad a nivel de metacomunidad (coeficiente de variación de la profundidad y densidad de islas) y profundidad en cada unidad muestral a nivel de comunidad.

2.2.1. Análisis estadístico

2.2.1.1. Relación directa riqueza de especies versus biomasa

En ambos niveles metacomunidad y comunidad, se buscó la relación directa riqueza-

productividad. A nivel de metacomunidad se utilizó el método de regresión por mínimos cuadrados (Ordinary Least Squares, OLS). A nivel de comunidad, se evitó la dependencia entre unidades muestrales mediante el uso de modelos lineales de efectos mixtos (Linear Mixed Effects models, lme), con los lagos como factor jerárquico de anidamiento (Zuur *et al.* 2009). Se seleccionó la mejor estructura aleatoria para cada modelo entre modelo de intercepto aleatorio, intercepto y pendiente aleatoria y modelo de efectos aleatorios por Criterio de Información de Akaike (AIC) y ANOVA entre modelos (Zuur *et al.* 2009). Para ambos niveles fueron evaluadas las relaciones cuadráticas entre las variables.

2.2.1.2. Modelos múltiples con la biodiversidad y las variables ambientales

A nivel de metacomunidad, dieciséis variables explicatorias fueron consideradas. Algunas descriptivas de la diversidad de especies: la riqueza de especies y su término cuadrático, la equitatividad y su término cuadrático, términos de interacción entre la riqueza y la equitatividad (equitatividad x riqueza, equitatividad² x riqueza, equitatividad x riqueza², equitatividad² x riqueza²). Otras descriptivas del ambiente: área del lago (\log_{10} (área)), media de la profundidad, densidad de islas, coeficiente de variación de la profundidad y sus términos cuadráticos. A nivel de comunidad, diez variables explicatorias fueron consideradas: la riqueza de especies de la unidad muestral, la profundidad en cada unidad muestral y variables ambientales descriptivas del lago: área del lago, (\log_{10} (área)), densidad de islas, coeficiente de variación de la profundidad y sus términos cuadráticos, los cuales pueden representar filtros o potenciadores ambientales de la riqueza y productividad de las unidades muestrales.

En ambos niveles comunidad y metacomunidad, se utilizó a la biomasa como variable de respuesta y a la diversidad y las variables ambientales como variables explicatorias. Primero, se realizó una búsqueda del mejor subconjunto de modelos y se los ordenó según el Criterio de Información de Akaike corregido para pequeñas muestras (AICc, Burnham *et al.* 1998). Para lidiar con la multi-colinealidad de las variables se utilizó un método de búsqueda exhaustiva para encontrar el mejor modelo en vez del usualmente utilizado método de pasos secuencial (*stepwise method*). Además, la selección mediante AIC evita sesgos por multi-colinealidad. Los modelos finales fueron seleccionados de acuerdo a tres criterios. Primero, para evitar sobreajuste, el máximo de variables incluidas en los modelos estuvo limitado por un mínimo de ocho observaciones por cada parámetro estimado en el modelo (Crawley 2007). Segundo, solo fueron considerados modelos con AICc igual o con dos unidades de diferencia respecto al que obtuvo el mínimo AICc (Burnham *et al.* 1998, Crawley 2007). Tercero, el modelo completo y todos sus parámetros tenían que ser significativos ($p < 0,05$).

Solo a nivel de comunidad, después del procedimiento de selección de los modelos, el mejor modelo fue ajustado mediante modelos de efectos mixtos lineales y no lineales (nlme) para lidiar con la dependencia entre unidades muestrales. En los nlme los lagos fueron tomados como factor jerárquico y las variables explicatorias incluidas

en el mejor modelo seleccionado fue tomada como estructura fija del nlme. Se seleccionó la mejor estructura aleatoria de cada modelo entre el modelo de intercepto aleatorio, de intercepto y pendiente aleatorios y modelos de efectos aleatorios mediante AIC y ANOVA entre los modelos (Zuur *et al.* 2009).

Se exploró si la variación temporal de la relación diversidad-productividad mostró alguna tendencia estacional o inter-anual y si cambios en la composición de especies dieron cuenta de parte de la variación de la relación diversidad-productividad a lo largo del tiempo. Se graficaron las pendientes de la relación diversidad-productividad de diferentes fechas de muestreo y se contrastó el patrón obtenido con patrones estacionales e interanuales. Para explorar la relación entre las pendientes de las relaciones diversidad-productividad y la composición de especies se realizaron dos aproximaciones. Primero, se realizó un Análisis de Correspondencia (AC) para explorar si alguna combinación particular de las especies dominantes estuvo asociada a alguna combinación particular de fechas de muestreos, estaciones o años y si afectó a la relación diversidad-productividad. Se consideró especies dominantes a las 32 especies de 119 que estuvieron presentes en más del 1% de las unidades muestrales.

Segundo, se realizó un análisis de regresión entre la disimilitud de la composición de especies y la disimilitud de las pendientes de la relación diversidad-productividad entre pares de fechas de muestreo. En detalle, se construyó una matriz de índices de disimilitud mediante distancias euclidianas entre la composición de especies entre todos los pares posibles de las nueve fechas que presentaron relaciones diversidad-productividad significativas. De manera similar, se construyó una matriz de distancias euclidianas de las pendientes de la relación diversidad-productividad para las mismas nueve fechas. Cada matriz consistió de $9 \times 8 / 2 = 36$ comparaciones. Las distancias euclidianas fueron calculadas como: $d[jk] = \text{raíz cuadrada} \sum_{i=1}^N (x[ij] - x[ik])^2$, para la composición de especies $x[ij]$ y $x[ik]$ corresponden a la cantidad de especies (columnas) i y fechas (filas) j y k

Todos los análisis fueron realizados con el programa R y los paquetes *leaps*, *vegan* y *nlme* (Lumley 2009, Oksanen *et al.* 2013, Pinheiro *et al.* 2013, R Core Team 2012).

2.3. Resultados

2.3.1. Relación directa riqueza de especies versus biomasa

En el nivel de metacomunidad, la biomasa no estuvo significativamente relacionada con la riqueza de especies en ninguna de las fechas de muestreo. En cambio, en el nivel de

comunidad, la biomasa aumento significativamente con la riqueza en nueve de las doce fechas de muestreo (Figura 2.1 y Cuadro 2.1). El patrón general positivo a nivel de comunidad fue consistente entre los lagos pero con algunas diferencias cuantitativas. En cinco de las nueve fechas (Junio y Agosto de 2007, Octubre de 2008, Junio y Julio de 2009) ambos, intercepto y pendiente, difirieron entre lagos mientras que en las cuatro fechas restantes solo varió el intercepto (líneas grises Figura 2.1 y desvío estándar en Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Modelos de efectos mixtos de la relación entre la biomasa (g/m^2) y la riqueza de especies (riqueza) a nivel de comunidad. Solo se presentan las nueve fechas con relaciones significativas. Cuando los efectos aleatorios fueron incluidos en el modelo final, se muestra el desvío estándar del parámetro estimado. Ese desvío representa la variación en la media de la biomasa y/o su dependencia con la riqueza de especies determinada por la identidad del lago. Todos los modelos fueron significativos a $p < 0,001$. Se muestran los grados de libertad del modelo (gl)

Fecha	Modelos seleccionados	gl
Septiembre 2005	Biomasa = 43,15 (28,3) + 8,14 riqueza	65
Junio 2007	Biomasa = 34,6 (13,3) + 23,2 (16,5) riqueza	52
Agosto 2007	Biomasa = 117,8 (66,9) + 33,6 (30,3) riqueza	195
Junio 2008	Biomasa = 77,7 (19,6) + 10,1 riqueza	167
Agosto 2008	Biomasa = 1,3 (14,3) + 6,14 riqueza	141
Octubre 2008	Biomasa = 21,6 (30,18) + 11,6 (9,52) riqueza	76
Junio 2009	Biomasa = 46,9 (12,07) + 14,3 (9,36) riqueza	152
Julio 2009	Biomasa = 25,1 (55,5) + 13 (10,9) riqueza	224
Octubre 2009	Biomasa = 29,2 (36,4) + 13,6 riqueza	125

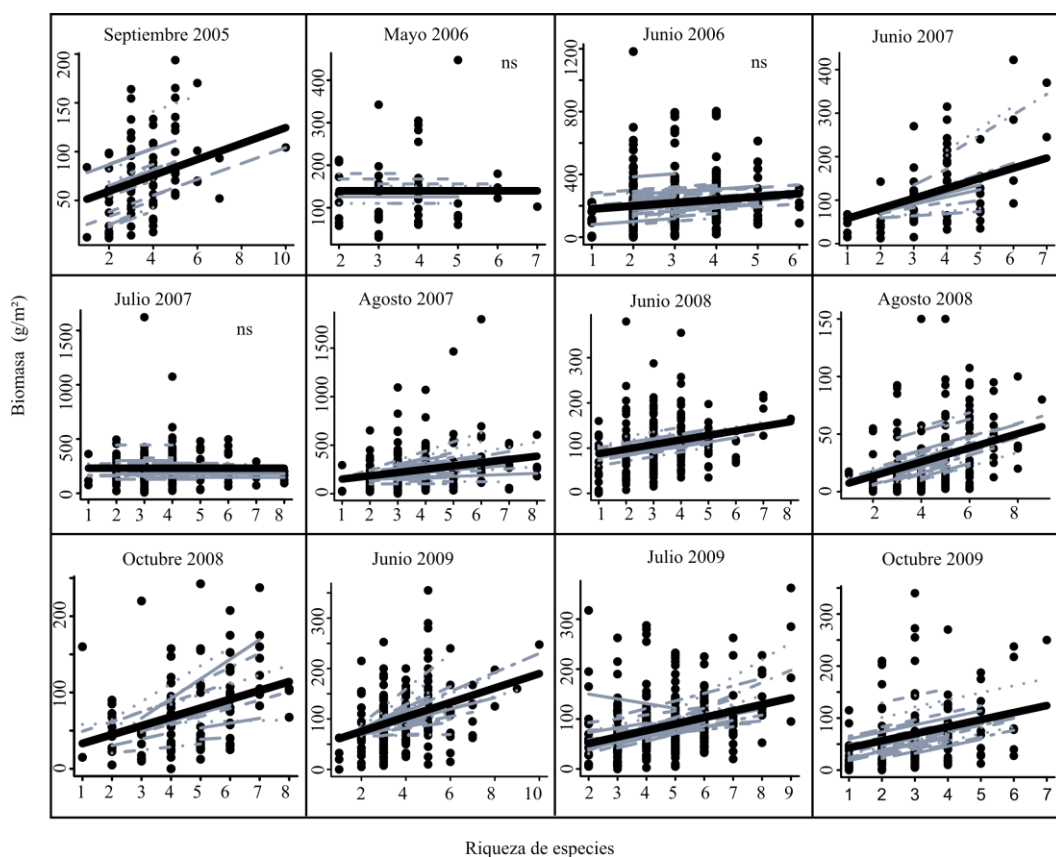


Figura 2.1. Relación entre la biomasa y la riqueza de especies a través de doce fechas de muestreo a nivel de comunidad (cada observación corresponde a una unidad muestral). Los modelos se ajustaron mediante modelos lineales de efectos mixtos. Las líneas grises representan cada lago tomado como factor aleatorio y la línea gruesa negra representa el ajuste obtenido por el componente fijo (riqueza) del modelo. En Mayo y Junio de 2006 y Julio de 2007 la riqueza de especies no estuvo relacionada con la biomasa (ns, Cuadro 2.1).

2.3.2. Modelos múltiples con la biodiversidad y las variables ambientales

A nivel de metacomunidad, la biomasa estuvo significativamente relacionada con las variables ambientales en siete de las doce fechas de muestreo (Cuadro 2.2, Figura 2.2). En dos fechas, incluir las variables ambientales reveló una relación entre la biomasa y la riqueza: la biomasa estuvo relacionada positivamente con la riqueza y negativamente con el área (Agosto 2008) o la heterogeneidad medida como la densidad de islas (Octubre de 2008, Cuadro 2.2, Figura 2.2). Al combinar las variables ambientales y la riqueza, el rango de la relación con la biomasa estuvo entre 13 y 59% (Cuadro 2.2). La biomasa estuvo relacionada con las islas en formas contrastantes a lo largo del tiempo, de forma positiva lineal (Septiembre de 2005), negativa lineal (Octubre de 2008) y negativa unimodal (Julio de 2007). La relación entre la biomasa y el promedio de la profundidad fue positiva en una fecha (Mayo de 2006) y negativa en otra (Junio 2008, Cuadro 2.2). Finalmente, en Octubre de 2009, la variación de la biomasa entre lagos estuvo relacionada con el coeficiente de variación de la profundidad, su término

cuadrático y un término de interacción entre la riqueza y la equitatividad (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Modelos de regresión lineal (OLS) de la relación entre la biomasa (g/m^2), las variables ambientales y la diversidad a nivel de metacomunidad. Sólo se presentan las siete fechas con relaciones significativas. Se muestran: el coeficiente de regresión (R^2) y la significancia estadística (p-valor) de las relaciones. Los nombres abreviados para las variables son: la riqueza de especies (riqueza), equitatividad de la comunidad (equitatividad), la densidad de islas (islas), el coeficiente de variación de la profundidad de cada lago (cv_prof), la profundidad media de cada lago (profundidad) y el log10 (área) de cada lago (área).

Fecha	Modelos Seleccionados	p-valor	R^2
Septiembre 2005	Biomasa = 53,4 + 47,4 islas	0,054	0,21
Mayo 2006	Biomasa = 71,9 + 730,0 profundidad	<0,05	0,49
Julio 2007	Biomasa = 154,6 + 370,7 islas – 233,4 islas ²	<0,001	0,37
Junio 2008	Biomasa = 143,9 – 367,4 profundidad	<0,05	0,13
Agosto 2008	Biomasa = 39,14 + 3,54 riqueza – 20,42 área	<0,01	0,29
Octubre 2008	Biomasa = 62,77 + 7,69 riqueza – 92,06 islas	<0,05	0,38
Octubre 2009	Biomasa = 277,63 – 179,2 cv_prof + 28,23 cv_prof ² + 12,33 (equitatividad x riqueza)	<0,001	0,59

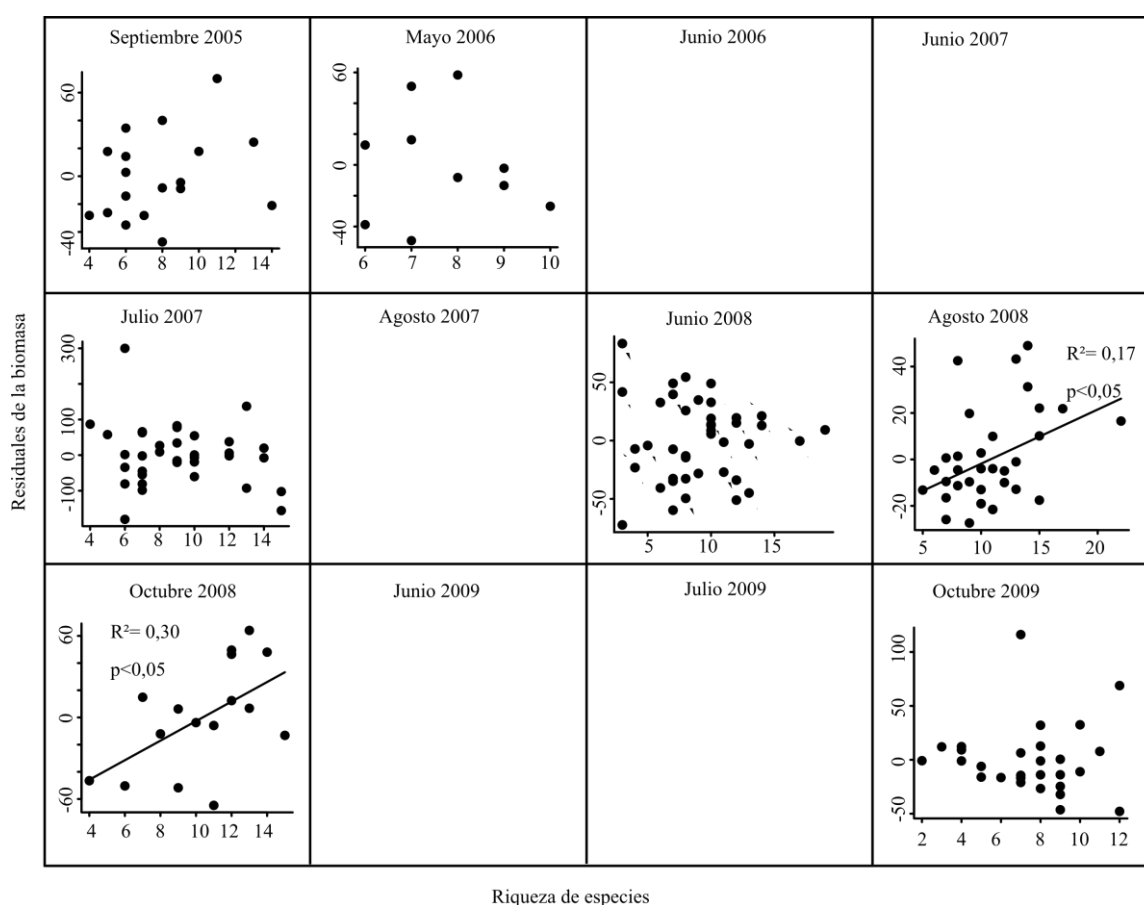


Figura 2.2. Relación entre la biomasa y la riqueza de especies a nivel de metacomunidad (cada observación corresponde a un lago). La biomasa se expresa como el residual de la relación entre la biomasa y las variables ambientales. Sólo se muestran las siete fechas con relación estadísticamente significativa. En Junio de 2006, Junio de 2007, Agosto de 2007, Junio de 2009 y Julio de 2009 no hubo relaciones estadísticamente significativas entre la biomasa y las variables explicatorias. En Agosto y Octubre de 2008 la riqueza de especies estuvo en el modelo, por eso se muestran las curvas de las funciones. El coeficiente parcial de regresión (R^2) y la significancia estadística (p) de la relación se indican dentro de cada cuadrante. En Septiembre de 2005, Mayo de 2006, Julio de 2007 y Junio de 2008, la riqueza de especies no estuvo relacionada con la biomasa y los modelos seleccionados sólo incluyeron a las variables ambientales. En Octubre de 2009, la biomasa estuvo relacionada con la interacción entre la riqueza de especies y la equitatividad de la comunidad y con las variables ambientales (Cuadro 2.2).

A nivel de comunidad, la consideración de las variables ambientales cambió la relación entre la biomasa y la riqueza de especies (Cuadro 2.3, Figura 2.3). En once de las doce fechas se observaron relaciones significativas. En nueve de esas once, las variables ambientales estuvieron relacionadas positivamente con la variación adicional de la biomasa y en seis de esas nueve fechas las variables ambientales no cambiaron la forma de la relación entre la biomasa y la riqueza (Cuadro 2.3). Contrariamente, en las restantes tres de esas nueve fechas (Agosto de 2008, Julio y Octubre de 2009), al incluir las variables ambientales cambió la relación entre la biomasa y la riqueza a una función unimodal positiva (Cuadro 2.3, Figura 2.3). En las restantes dos de las once fechas con relaciones significativas, Mayo de 2006 y Julio de 2007, las variables ambientales

relacionadas al tamaño (área) y heterogeneidad (densidad de islas y coeficiente de variación de la profundidad) estuvieron relacionadas positivamente con la biomasa. En Junio de 2006, ni la riqueza de especies ni las variables ambientales estuvieron relacionadas con la biomasa. En las restantes fechas de muestreo, la biomasa estuvo asociada linealmente con la riqueza de especies, con el efecto aditivo de las variables ambientales como el área del lago (Agosto de 2007), la heterogeneidad (densidad de islas y coeficiente de variación de la profundidad en Septiembre de 2005 y Junio de 2008), una combinación de la heterogeneidad y tamaño del lago (Octubre de 2008, Junio de 2009) o con la profundidad en cada unidad muestral (Junio de 2007, ver Cuadro 2.3). Todas estas relaciones con las variables ambientales tuvieron patrones lineales positivos, lineales negativos, unimodales positivos y negativos (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Modelos de efectos mixtos de la relación entre la biomasa (g / m²), las variables ambientales y la diversidad a nivel comunidad. Sólo se muestran las once fechas con relaciones significativas. Los nombres abreviados de las variables y el desvío estándar de los efectos aleatorios son como en los cuadros anteriores, excepto la "profundidad" que se refiere a la profundidad del agua en la unidad muestral. Todos los modelos fueron significativas a $p < 0,01$. Cuando los grados de libertad (gl) difirieron entre las variables se presentan como: gl de la riqueza de especies y el intercepto / gl de las variables ambientales. En Mayo de 2006 y Julio de 2007 sólo las variables ambientales estuvieron relacionadas con la biomasa.

Fecha	Modelo Seleccionado	gl
Septiembre 2005	Biomasa = 26,39 (24,8) + 7,77 riqueza + 42,97 islas	65/16
Mayo 2006	Biomasa = 367 (0,005) - 178 área + 31 área ²	40/7
Junio 2007	Biomasa = 92,2 (48,3) + 23,7 riqueza - 9,6 profundidad + 0,3 profundidad ²	50
Julio 2007	Biomasa = 250 (51,3) + 501 islas - 313 islas ² - 52 área	149/30
Agosto 2007	Biomasa = -299,3 (80,8) + 35,9 riqueza + 304 área - 52,2 área ²	195/41
Junio 2008	Biomasa = -112 (8,33) + 11 riqueza + 774 cv_prof - 742 cv_prof ² - 56 islas + 58 islas ²	167/36
Agosto 2008	Biomasa = 48,8 (10,5) + 0,7 riqueza ² + 127,1 cv_prof - 68,8 cv_prof ² + 20,7 islas - 55,9 área + 8,5 área ²	141/28
Octubre 2008	Biomasa = -196 (20) + 11 riqueza + 585 islas - 454 islas ² + 20 área	76/12
Junio 2009	Biomasa = 72,8 (19,8) + 13,6 riqueza - 7,2 profundidad + 0,2 profundidad ² + 74,5 islas - 63,7 islas ²	150/36
Julio 2009	Biomasa = 114,3 (41,7) + 1,4 (0,95) riqueza ² - 62 (32,73) área + 13,9 (5,7) área ²	224/49
Octubre 2009	Biomasa = 260,2 (26,6) + 2,3 riqueza ² - 146,1 cv_prof + 23,3 cv_prof ²	125/25

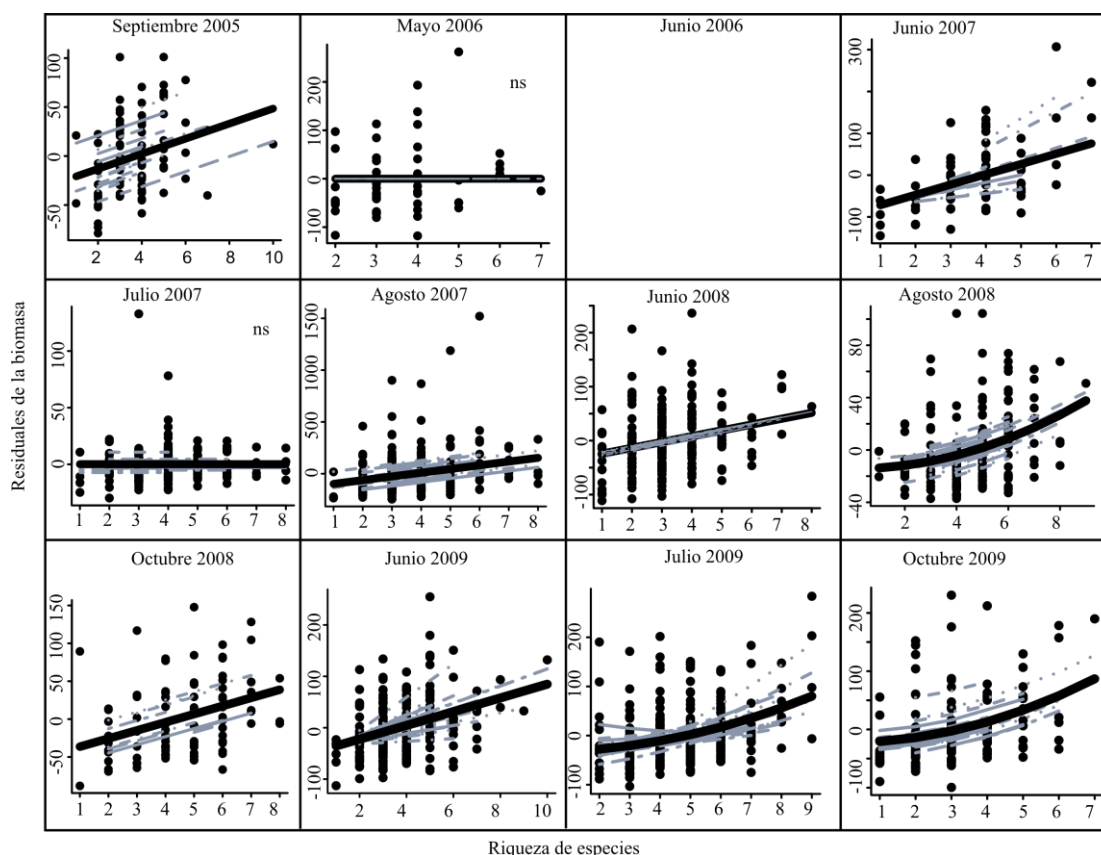


Figura 2.3. Relación entre la biomasa y la riqueza de especies a nivel de comunidad (cada observación representa una unidad muestral). La biomasa se expresa como el residual de la relación entre la biomasa y las variables ambientales. Los modelos se ajustaron por los modelos lineales de efectos mixtos. Las líneas grises representan cada lago tomado como factor aleatorio y la línea gruesa negra representa el ajuste obtenido por el componente fijo (riqueza) del modelo. Se muestran sólo las once fechas con relaciones estadísticamente significativas. En Junio de 2006 no hubo relación estadísticamente significativa entre la biomasa y las variables explicatorias. En Mayo de 2006 y Julio de 2007 la riqueza de especies no estuvo relacionada con la biomasa (ns) y los modelos seleccionados sólo incluyeron las variables ambientales (Cuadro 2.3).

El Análisis de Correspondencia (AC) no mostró ninguna clara asociación entre la composición de especies dominantes y las fechas (Figura 4a) y los dos primeros componentes principales explicaron el 46% de la varianza. Las pendientes de los diferentes modelos de la relación diversidad-productividad de la Figura 2.1 y el Cuadro 2.1 no mostraron una tendencia a lo largo del tiempo que pudiera estar asociada con estaciones o años particulares (Figura 4b). Las diferencias entre las pendientes de la relación diversidad-productividad de diferentes fechas de muestreo (Cuadro 2.1) no estuvo relacionada con la disimilitud de la composición de especies ($F_{(1,34)}=0,646$, $p=0,43$).

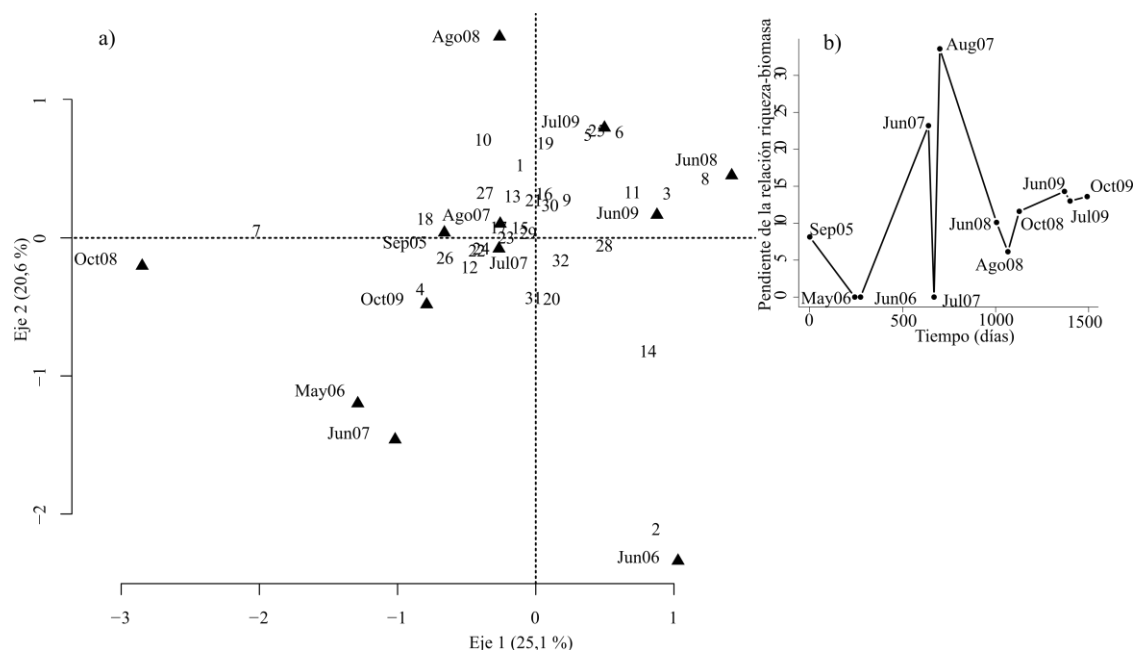


Figura 2.4. a) Análisis de Correspondencia (AC) de la composición de las especies dominantes entre fechas y la composición de especies. Sólo se consideraron las 32 especies con una constancia mayor del 1 % . Los triángulos llenos son las fechas de muestreo con sus nombres abreviados. Los números del gráfico representan las 32 especies que figuran al final de esta leyenda. b) Representa las pendientes de la relación riqueza-productividad obtenidas, a partir de los modelos de regresión del Cuadro 2.1, en función del tiempo de muestreo. Aquí el tiempo se representa en días y el primer día corresponde a la primera fecha de muestreo (Septiembre de 2005). Los nombres abreviados de fechas de muestreo son los más cercanos a cada punto de datos. 1) *Eleocharis_sp3*, 2) *Eleocharis_sp*, 3) *Paspalum_notatum*, 4) *Utricularia*, 5) *Mentha_aquatica*, 6) *Eryngium_echinatum*, 7) *Ranunculus_bonariensis*, 8) *Axonopus_affinis*, 9) *Ludwigia_peplodes_subsp._montevicensis*, 10) *Nostoc*, 11) *Eclipta_elliptica*, 12) *Echinodorus_longiscapus*, 13) *Lilaeopsis_attenuata*, 14) *Stenotaphrum_secundatum*, 15) *Eryngium_horridum*, 16) *Gratiola_peruviana*, 17) *Marsilea_ancyclopoda*, 18) *Micranthemum_umbrosum*, 19) *Ranunculus_flagellifolius*, 20) *Pratia_hederacea*, 21) *Alternanthera_philoxeroides*, 22) *Ludwigia_peplodes_subsp._peplodes*, 23) *Eleocharis_sp1*, 24) *Eleocharis_sp2*, 25) *Setaria_geniculata*, 26) *Myriophyllum_aquaticum*, 27) *Lilaea_scilloides*, 28) *Cynodon_dactylon*, 29) *Leersia_hexandra*, 30) *Hydrocotyle_ranunculoides*, 31) *Luziola_peruviana*, 32) *Eleocharis_viridans*.

2.4. Discusión

En conjunto a escala de metacomunidad y de comunidad, los resultados apoyan una relación positiva entre la biodiversidad y la productividad. Sin embargo, los resultados observados indican que la productividad de la metacomunidad estuvo estrechamente asociada a la riqueza de especies en algunas fechas y no lo estuvo en otras. Más aún, la relación varió con las variables ambientales, cuya identidad y fortaleza de la relación varió a lo largo del tiempo. Finalmente, la relación observada cambió con la escala de análisis.

A nivel de metacomunidad, la relación diversidad-productividad fue evidente en solo dos fechas luego de dar cuenta de la covariación de las variables ambientales, mientras que al nivel de comunidad fue un patrón frecuente. A nivel de metacomunidad, esta relación ha sido frecuentemente mostrada como lineal positiva o unimodal positiva (Hector *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Chalcraft 2013). A nivel de comunidad, han sido observadas una variedad de relaciones funcionales, lineales positivas y negativas y ausencia de relaciones significativas (Thompson *et al.* 2005, Mokany *et al.* 2008). Los resultados observados confirman que la escala espacial y temporal del análisis afecta el patrón de la relación diversidad-productividad (Hector *et al.* 1999, Waide *et al.* 1999, Loreau *et al.* 2001, Reich *et al.* 2012, Chalcraft 2013). A pesar del reconocimiento del papel principal de la escala de análisis en los patrones observados, pocos estudios tienen un explícito contraste de la relación diversidad-productividad entre escalas mediante buenas aproximaciones (Chalcraft 2013).

La inclusión de las variables ambientales moduló la fuerza, significancia y forma de la relación diversidad-productividad, lo que sugiere una variedad de mecanismos conectados a la escala espacial y el contexto. Esta asociación entre la relación diversidad-productividad y el contexto ambiental fue sugerida por estudios previos (Waide *et al.* 1999, Hooper *et al.* 2005, Chalcraft 2013). Los resultados observados sugieren que la relación diversidad-productividad es mejor comprendida cuando se considera el contexto ambiental (Loreau *et al.* 2001, Cardinale *et al.* 2009, Marquard *et al.* 2009).

La equitatividad es un componente principal de la diversidad. Sin embargo, se encontró una débil asociación entre la productividad y la equitatividad en una sola fecha, Octubre de 2009. Probablemente, esta débil relación estuvo dada por una baja variabilidad de la equitatividad en comparación con la riqueza de especies y las variables ambientales en la base de datos. Como lo mostró nuestro resultado de la composición de especies, la mayor variación estuvo dada por un gran grupo de especies raras, las cuales no afectaron la equitatividad. Además, efectos indirectos de la equitatividad sobre la productividad, mediados por cambios en la riqueza de especies no fueron relevantes dado que ambas, la equitatividad y la riqueza juntas fueron consideradas en los modelos estadísticos. La equitatividad y la riqueza de especies están en declinación en los ecosistemas a nivel mundial, lo que resalta la importancia de entender el papel que tienen en el funcionamiento ecosistémico (Chapin *et al.* 2000, Isbell *et al.* 2009). A pesar de la gran atención sobre la riqueza de especies, predicciones teóricas y evidencias empíricas sugieren una fuerte influencia de la equitatividad sobre el funcionamiento ecosistémico, particularmente con gran fuerza en escenarios de cambio ambiental (Yachi y Loreau 1999, Balvanera *et al.* 2006, Wittelbolle *et al.* 2009).

Trabajos previos sobre la relación diversidad-productividad y sus potenciales mecanismos fueron basados en observaciones de una sola fecha o en experimentos que no acompañan la dinámica temporal del ecosistema (Waide *et al.* 1999, Loreau 2000, Loreau *et al.* 2001). Sin embargo, recientemente estudios de larga duración han empezado a ser más frecuentes (Reich *et al.* 2012, Chalcraft 2013). El estudio aquí mostrado de cinco años de duración muestra que las correlaciones varían a lo largo del

tiempo de forma idiosincrática. Los resultados observados en ambas escalas (Figuras 2.1 a 2.3) no muestran ningún patrón particular a lo largo del tiempo (secuencia de meses, orden de las fechas de muestreo en cada estación de inundación o estacionalidad). Este cambio idiosincrático en el tiempo de la relación diversidad-productividad no estuvo dado por cambios en la composición de las especies dominantes (Figura 2.4). La relación diversidad-productividad ha sido usualmente tratada como una relación dependiente del ecosistema (Waide *et al.* 1999). Sin embargo, los resultados mostraron en un mismo ecosistema variabilidad en la relación diversidad-productividad. Estos cambios a lo largo del tiempo hacen de la relación diversidad-productividad menos predecible de lo que se pensaba.

Algunas características importantes de los resultados merecen especial consideración. Primero, los patrones observados son meramente evidencias correlativas de patrones naturales y no reflejan la causalidad entre la riqueza o las variables ambientales y la productividad. Experimentos de remoción donde la riqueza de especies, la diversidad y la productividad son manipuladas podrían contribuir a avanzar en los mecanismos específicos involucrados en la causalidad de la relación diversidad-productividad (Diaz *et al.* 2003, Cardinale *et al.* 2009, Hooper *et al.* 2012). Segundo, los coeficientes de regresión (R^2) están debajo de 0,6 los cuales están dentro del rango encontrado en trabajos previos y en algunos casos están situados en los límites superiores de las relaciones observadas (Tilman *et al.* 2001, Mokany *et al.* 2008, Reich *et al.* 2012). Esta relativa baja proporción de la variación de la productividad capturada por la riqueza de especies o las variables ambientales sugiere que en la naturaleza otras variables representan controles más fuertes de la productividad. En los lagos la disponibilidad de nutrientes, la turbidez del agua o el coeficiente de extinción lumínica asociada, la cantidad y calidad de la materia orgánica del suelo podrían ser controles de la productividad primaria. Tercero, algún grado de inexactitud en la estimación de la productividad a través de la biomasa podría ser responsable de la naturaleza variable de las relaciones diversidad-productividad observadas. Cuarto, el análisis estuvo restringido a la productividad por encima del suelo, mientras que la redistribución de la biomasa subterránea podría estar asociada a la variación de la profundidad del agua del lago. Desafortunadamente, la gran escala del trabajo realizado no permitió incluir la biomasa subterránea en los análisis, lo que representa una deficiencia común en este tipo de trabajos (Wardle *et al.* 2011). Quinto, algunas características de este sistema, como la temporalidad de inundación y el recambio de especies, podrían ser responsables de parte de la variabilidad de las relaciones observadas. Finalmente, los resultados están limitados a un aspecto del funcionamiento ecosistémico: la productividad primaria. Futuros trabajos podrían incluir otras funciones ecosistémicas para poder dar cuenta de potenciales implicancias de la pérdida global de biodiversidad.

En resumen, se desprenden dos conclusiones principales. Primero, las variables ambientales afectaron la relación diversidad-productividad y de aquí en adelante deben ser consideradas en el análisis de la relación diversidad-productividad. Segundo, la fuerza de la relación diversidad-productividad varió en la escala espacial y temporal. Además, este sistema de lagos temporales se representa un tipo de ecosistema muy poco representado en la literatura de la relación diversidad-productividad con interesantes

patrones a nivel de metacomunidad (entre lagos) y a nivel de comunidad (dentro de los lagos). Como consecuencia, la construcción de una más completa concepción acerca de los patrones de variación de la relación diversidad-productividad depende de generar trabajos que consideren un gran conjunto de procesos, con variables ambientales que actúen a lo largo de escalas espaciales y temporales relevantes y de expandir los tipos de ecosistemas considerados.

CAPITULO III

Experimento mensurativo en Argentina

**Relación biodiversidad-productividad dentro y entre comunidades
vegetales asociadas a lagos someros temporales de un pastizal
inundable**

3.1. Introducción

Como el capítulo anterior, este analiza la relación diversidad-productividad y la influencia de las variables ambientales y la equitatividad sobre esta relación a lo largo del tiempo. Los sistemas estudiados en este capítulo y en el anterior están conformados por un conjunto de lagos someros temporales de origen natural, inmersos en una matriz de pastizal inundable. Ambos sistemas comparten la temporalidad de la inundación, la consecuente formación de los lagos y más específicamente algunos géneros y especies de plantas. Sin embargo, a diferencia del capítulo anterior, en este los estudios se realizarán en las comunidades vegetales situadas alrededor de los lagos, en la matriz del pastizal inundable en la Pampa Deprimida, Buenos Aires, Argentina.

3.1.1. Bases conceptuales y vacíos en la literatura

Como se mencionó en capítulos anteriores, en la literatura falta consenso sobre la forma y la fuerza de la relación diversidad-productividad y sobre los mecanismos que la explicarían. Esta variabilidad se ha observado dentro y entre sistemas (Waide *et al.* 1999, Mittelbach 2010, Whittaker 2010, Zimmerman y Cardinale 2013), y entre escalas espaciales (Chase y Leibold 2004, Chalcraft 2013). Sin embargo, son escasos los trabajos que abordan de manera conjunta distintos sistemas y escalas espaciales (Loreau 2010). La falta de consenso también puede atribuirse a que el tiempo comprendido por los experimentos u observaciones varía y la mayoría de los trabajos consideran tiempos instantáneos (Diaz *et al.* 2003). Parte de la variabilidad de patrones podría explicarse si se considerara la influencia de variables ambientales (Grace *et al.* 2007). Por lo tanto, sería interesante realizar experimentos en sistemas similares que abarquen situaciones ambientales contrastantes. Este capítulo analiza la relación diversidad-productividad en un pastizal inundable, similar al capítulo anterior, con lagos someros temporales y comunidades vegetales asociadas a lo largo de un gradiente ambiental. Además, enfoca distintas escalas espaciales y temporales.

Tres factores clave pueden afectar la relación diversidad-productividad de un sistema: la escala espacial, la escala temporal y las variables ambientales. En primer lugar, los mecanismos que subyacen a la relación diversidad-productividad dependen de la escala espacial de observación (Loreau *et al.* 2001, Loreau 2010). A pequeña escala, por ejemplo la local, usualmente de riqueza baja, la *complementariedad de especies o de grupos* determinaría relaciones lineales positivas debido a un uso complementario de los recursos. A mayor escala, por ejemplo de paisaje, usualmente de riqueza alta, la *selección de especies de alta o baja productividad* determinaría relaciones positivas o negativas debido a un aumento de la riqueza de especies y de la probabilidad de incluir especies con fuertes atributos de funcionamiento. La *selección de especies de alta productividad* determinaría un aumento de la productividad junto con el aumento de la riqueza por la inclusión de especies altamente productivas. En consecuencia, la relación

diversidad-productividad tomaría alguna forma positiva. Por el contrario, la *selección de especies de baja productividad* determinaría una disminución de la productividad junto con el aumento de la riqueza por la inclusión de especies poco productivas. En este último caso la relación tomaría alguna forma negativa. Además, la relación diversidad-productividad podría depender de la interacción entre mecanismos que actúan a través de las distintas escalas espaciales estudiadas (una buena síntesis Loreau 2010, uno de los más recientes trabajos empíricos en el tema: Pasari *et al.* 2013). Por ejemplo, la diversidad de las comunidades locales (alfa diversidad) y su recambio de especies (beta diversidad entre unidades muestrales de un stand) dependería de la diversidad a una escala mayor, por ejemplo de paisaje (gama diversidad dada por el conjunto de especies de todos los stands) la cual definiría el conjunto de especies pasibles de colonizar la escala local (Leibold *et al.* 2004, Baselga 2012). Por lo tanto, la relación entre la beta diversidad y la gama diversidad indicaría los mecanismos subyacentes a la relación diversidad-productividad para ambas escalas espaciales. En nuestro sistema, el efecto migratorio y la colonización desde los stands distribuidos en el paisaje hacia la unidad muestral se observaría por una relación positiva entre la riqueza de especies del stand y la beta diversidad entre unidades muestrales de un stand. Si hubiera migración de especies con atributos de baja o alta productividad, generarían una variabilidad de la productividad local. Este recambio espacial de la riqueza y la variabilidad espacial de la productividad debería observarse en una relación entre la beta diversidad y la variabilidad de la productividad calculado como el coeficiente de variación de la productividad. Estas dos relaciones indicarían que la productividad estaría determinada por mecanismos dependientes de la diversidad como la *migración* y la *selección de especies* entre la unidad muestral y el stand.

En segundo lugar, el aumento de la ventana temporal considerada en el análisis generaría un cambio en la forma de la relación diversidad-productividad. La inclusión de varias fechas revelaría patrones idiosincráticos de cada momento, como lo sugerido en los resultados del capítulo anterior. En este sentido habría una alternancia de los mecanismos y por lo tanto habría distintas formas de la relación diversidad-productividad a lo largo del tiempo (como planteó Loreau *et al.* 2001, Loreau 2010).

En tercer lugar, las variables ambientales tendrían efectos directos sobre la diversidad y la productividad y en consecuencia efectos indirectos sobre la relación diversidad-productividad a través de interacciones entre las tres variables (como muestran por ejemplo: Grace *et al.* 2007, Loreau 2010). La gran mayoría de las variables ambientales consideradas en trabajos previos actúan a escalas espaciales mayores que la escala espacial en la que interaccionan los organismos. Como resalta Loreau (2010), faltan trabajos que incorporen el efecto de gradientes ambientales que actúen a pequeña escala espacial sobre la relación diversidad-productividad. Por consiguiente, poco se sabe sobre el rol modulador de las variables ambientales sobre la fuerza y la forma de la relación diversidad-productividad a distintas escalas espaciales (Loreau 2010).

3.1.2. Cómo se consideran las características del sistema en el análisis de la relación diversidad -productividad

Existen cinco conceptos espaciales que hay que tener en cuenta para este capítulo (ver Figura 3.1 en Materiales y Métodos): la unidad muestral, el stand, la unidad de vegetación, la unidad de paisaje y el paisaje. La unidad muestral corresponde a la menor unidad espacial donde se realizó el muestreo de diversidad y productividad y están localizadas dentro de los stands. Cada stand es un área en el terreno con homogeneidad florística y estructural. Las tres unidades de vegetación que hay en el sistema estudiado, están representadas por stands dispuestos en anillos concéntricos alrededor de cada lago. Las unidades de vegetación son las denominadas comunidades C3, C2 y B por Burkart *et al.* (1990). La asociación de 3 stands (cada uno representa una unidad de vegetación distinta) se denomina unidad de paisaje. Finalmente, estas unidades de paisaje se repiten en el paisaje que es el área bajo estudio del pastizal de la Pampa Deprimida.

La escala espacial de análisis se compone por la extensión (máximo tamaño espacial utilizado) y el grano (mínimo tamaño espacial utilizado). En este capítulo las escalas analizadas se componen de una extensión y dos granos. La extensión es el paisaje en la que están inmersas las unidades del paisaje. El grano varía según el tamaño de la unidad a la que refieren los datos, en un caso es la unidad muestral y en otro es el stand. En ambos granos se analizarán distintas relaciones entre las variables de interés para la extensión de paisaje. A su vez, para cada grano espacial se analizará cómo son las relaciones observadas para cada unidad de vegetación (C3, C2 y B) a lo largo del tiempo. Para homologar la terminología al capítulo anterior cuando el análisis se realiza en el grano de unidad muestral se le denomina de aquí en adelante: nivel de comunidad. En cambio cuando el análisis se realiza en el grano de stand, se le denomina de aquí en adelante: nivel de metacomunidad. Para ambos niveles comunidad y metacomunidad los análisis constarán de relaciones en la extensión de paisaje para las tres unidades de vegetación para cinco fechas a lo largo de tres años de muestreo.

Como se dijo en el capítulo anterior el concepto de metacomunidad es un concepto homólogo al de metapoblación sintetizado por Leibold *et al.* (2004), el cual corresponde a stands de una misma comunidad o de distintas comunidades potencialmente interconectadas por mecanismos de flujo de individuos y energía. Por lo tanto la estructura y el funcionamiento de cada comunidad depende en cierto grado del resto de la metacomunidad en el paisaje (Leibold *et al.* 2004).

3.1.3. Características que hacen a este capítulo relevante y novedoso

Dos grupos de características del sistema de estudio y del enfoque teórico hacen de este capítulo una unidad distinta del resto. Por un lado, es una novedad el análisis de la relación para los niveles de comunidad y metacomunidad para cada una de las unidades de vegetación y para el conjunto de las distintas unidades de vegetación dispersas en el paisaje. Además, estas unidades de vegetación concéntricas a los lagos forman un

gradiente desde el centro del lago hacia la matriz del pastizal en la que están inmersas, dado por la presencia del gradiente topográfico y ambiental de pequeña escala espacial. El posible efecto del gradiente ambiental y la identidad de estas unidades de vegetación sobre la relación diversidad-productividad primaria también hacen de este capítulo novedoso y distinto para esta tesis y en general para los trabajos sobre la relación diversidad-productividad.

Por otro lado, es un aporte novedoso la consideración de dos análisis que vinculan los dos granos de observación. Primero, el análisis entre la beta diversidad (calculada a partir de las unidades muestrales de cada stand) y la riqueza de los stands de las unidades de vegetación. Segundo, el análisis entre la beta diversidad mencionada y la variabilidad de la productividad primaria. La variabilidad de la productividad será estimada a través del coeficiente de variación de la productividad, a partir de la productividad promedio de las unidades muestrales de cada stand y su varianza (ver detalles en sección Materiales y Métodos). Estos análisis permitirán discutir la interacción de posibles mecanismos y procesos entre los granos de análisis y los posibles mecanismos detrás de las relaciones diversidad-productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad a lo largo del tiempo.

En particular en este capítulo se utilizarán variables ambientales del tamaño del sistema y de su heterogeneidad interna, ambas identificadas en la literatura como moduladoras de la riqueza y la productividad (Waide *et al.* 1999). También se utilizará la presencia de las distintas unidades de vegetación como variables categóricas sintetizadoras de las condiciones microambientales del pastizal asociado a los lagos y que podrían estar asociadas a distinta disponibilidad de recursos del suelo (tal como describen Burkart *et al.* 1990, Perelman *et al.* 2001, Batista *et al.* 1995, Chanton 2005). Este gradiente ambiental podría afectar a la diversidad y a la productividad primaria directamente y a la relación diversidad-productividad a través de una interacción entre las variables ambientales, la diversidad y la productividad. Por otro lado, a nivel de comunidad y de metacomunidad los mecanismos ligados a las variables ambientales determinarían las relaciones observadas, como se sugirió en el capítulo anterior y como lo sugirieron trabajos observacionales de gran extensión espacial (por ejemplo recientemente: Símová *et al.* 2012). Por lo tanto, resulta de especial interés la consideración de un gradiente ambiental determinante de la estructura (riqueza y abundancia) de las unidades de vegetación presentes en el paisaje, lo cual tendría injerencia en la productividad y en la relación diversidad-productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad.

La metodología de muestreo y procesamiento de muestras es similar al capítulo anterior aunque se atienden las particularidades del sistema de estudio. Los análisis estadísticos, al igual que en el capítulo II, son de correlación aunque de vuelta con diferencias orientadas a capturar la complejidad de la estructura espacial de las unidades de vegetación (diseño anidado, ver sección: Materiales y Métodos) y la variabilidad de las relaciones analizadas para cada una de las unidades de vegetación para cada una de las cinco fechas entre el 2009 y el 2011.

3.1.4. Objetivo general

Analizar la relación entre la diversidad y la productividad primaria y el efecto de las variables ambientales y la equitatividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad para tres unidades de vegetación y para cinco fechas a lo largo de tres años de muestreo del 2009 al 2011, en un sistema de pastizal inundable asociado a lagos someros temporales en la provincia de Buenos Aires, Argentina.

3.1.4.1. Objetivos específicos

Los objetivos específicos son: 1) analizar la relación directa riqueza-productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, 2) analizar la relación entre la beta diversidad y la riqueza de especies de los stands para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, 3) analizar la relación entre la beta diversidad y el coeficiente de variación de la productividad para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, 4) analizar el efecto de la equitatividad y de las variables ambientales en la relación riqueza-productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo.

3.2. Materiales y Métodos

3.2.1. Sitio de estudio

El sitio se localiza en el pastizal de la Depresión del río Salado, Provincia de Buenos Aires, Argentina. El pastizal inundable seleccionado ($35^{\circ}50'23.17''\text{S}$, $58^{\circ}56'57.69''\text{O}$) comprende un gran número de pequeños lagos someros temporales inmersos en una matriz de pastizal mesófilo correspondiente a la comunidad B (de aquí en adelante llamada unidad de vegetación B) descrita por Burkart *et al.* (1990). Cada lago somero temporal está rodeado por anillos concéntricos de unidades de vegetación (de ahora en más cada anillo se denomina "stand"). Cada stand de vegetación asociado a los lagos pertenece a una unidad de vegetación según la clasificación y descripción realizada por Burkart *et al.* (1990). Según los autores, las unidades de vegetación y sus stands habrían sido modeladas por la acción de las condiciones climáticas, la posición topográfica y las características geomorfológicas y edáficas en conjunto con prácticas agrícola-ganaderas de la región. Estas comunidades están directamente asociadas al gradiente topográfico e hidromórfico que determina la formación periódica de los lagos. En los períodos de inundación el agua puede cubrir progresivamente desde el centro del lago a cada uno de

los stands. Se utilizaron tres unidades de vegetación, denominadas C3, C2 y B situadas de menor a mayor elevación topográfica respectivamente (Figura 3.1). La dominancia de las principales especies vegetales encontradas en este trabajo se correspondió a la descripción realizada por Burkart *et al.* (1990) en pastizales similares. A cada conjunto de cada lago somero temporal con sus unidades de vegetación asociadas le llamamos unidad de paisaje.

3.2.2. Metodología de muestreo y variables utilizadas

Para abordar los cuatro objetivos propuestos, para el nivel de comunidad (grano de unidad muestral) y metacomunidad (grano de stand) se midió la riqueza, la equitatividad y el Índice Verde Normalizado (IVN) en las tres unidades de vegetación (C3, C2 y B) del sistema mencionado a lo largo de tres años junto con distintas variables ambientales: el área, la relación área/perímetro, la posición topográfica de las unidades muestrales y la heterogeneidad de la topografía dentro de los stands. Los muestreos se realizaron en 5 fechas: Octubre 2009, Agosto y Noviembre 2010, Julio y Noviembre 2011. En cada una de las cinco fechas se muestrearon entre 4 y 16 unidades de paisaje, con un total de 47. El nivel de metacomunidad estuvo compuesto por un total de 41 stands de la unidad de vegetación C3, 31 stands de la C2 y 47 stands de la B. Mientras que el nivel de comunidad estuvo compuesto por 201 unidades muestrales en la unidad de vegetación C3, 155 en la C2 y 235 en la B. Las variables se midieron por medio del establecimiento de 5 unidades muestrales de 400 cm² por cada stand.

El procedimiento de muestreo de la vegetación y de las variables ambientales consideró la disposición y forma de los stands en el paisaje. Para cada stand se localizaron 5 unidades muestrales equidistantes entre sí a lo largo del stand en forma de anillo que representaba a cada unidad de vegetación (Figura 3.1). Cuando el centro de la unidad de paisaje estaba anegada no se muestreó el centro, en cambio cuando las unidades de paisaje presentaban la comunidad C3 en la zona central pero sin estar anegada se colocaron en ese stand cuatro unidades muestrales en forma de cruz y una en el centro de la cruz (el punto más bajo topográficamente).

Específicamente en cada unidad muestral se midió, la riqueza, la equitatividad, el Índice Verde Normalizado (IVN) y la posición topográfica de la unidad muestral con respecto a su propia unidad de paisaje mediante una estación total (TPS Leica Geosystems). Para estimar la riqueza y la equitatividad de cada unidad muestral se identificaron las especies vegetales y se estimó la cobertura aérea de las especies en rangos de 5% hasta llegar al 100% de cobertura de la unidad muestral. En caso de que la especie no llegara al mínimo de 5% de cobertura se le asignó el 1% de cobertura. De igual forma se estimó la proporción de suelo desnudo de la unidad muestral. Con el porcentaje de cobertura aérea de las especies para cada unidad muestral se calculó la equitatividad de la unidad muestral y mediante $H'/\ln S$, donde S es la riqueza de especies de la unidad muestral y H' es el índice de diversidad de Shannon: $H' = -\sum \ln(\pi_i)\pi_i$, donde π_i es la representación proporcional de la especie i con respecto al total

de todas las especies. El Índice Verde Normalizado (IVN) se midió con un sensor de mano (skye SpectroSense 2+, SKR 1850/SS2). En cada unidad muestral se midió la radiación incidente y la reflejada por la canopia en las longitudes de onda del espectro electromagnético correspondientes al rojo e infrarrojo (570 y 900 nm respectivamente). Luego se calculó el cociente entre la radiación incidente y la reflejada para el rojo (ref.R) y el infrarrojo (ref.IR) y el IVN como: $IVN = (ref.IR - ref.R) / (ref.IR + ref.R)$. Las mediciones de la radiación se tomaron entre las 11 y las 14 horas del día para minimizar sesgos en la estimación por el ángulo de la posición solar.

Específicamente en cada stand se midió el área del stand y su perímetro, se estimó la relación área perímetro y la heterogeneidad de las condiciones microambientales y de hábitat de cada stand. Para cada fecha se estimó el área de cada stand de cada unidad de vegetación de cada unidad de paisaje. Para esto se utilizó un GPS con una imagen IKONOS (resolución 1 m²) del sitio de estudio, con todas las unidades de paisaje georeferenciadas. Situados en cada unidad de paisaje se buscaron los límites entre los stands según la abundancia, la presencia y ausencia de las especies que caracterizan a cada unidad de vegetación a la que pertenece cada stand (basados en Burkart *et al.* 1990) y mediante estacas se marcaron los límites de los stands. Luego para cada stand se marcó una transecta en el GPS que determinó el perímetro de cada stand. Con todos los stands marcados en la imagen satelital se calculó el área de cada stand como la superficie delimitada por los perímetros de cada stand. El área de los stands de la unidad de vegetación B varió entre 15,44 m² y 11078 m², los stands de la unidad de vegetación C2 entre 105,23 m² y 8675,36 m² y los stands de la unidad de vegetación C3 entre 1,28 m² y 2619 m². Para considerar el efecto de la forma de los stands, se calculó el coeficiente entre el área del stand y su perímetro para cada unidad de vegetación. Para estimar la heterogeneidad de las condiciones microambientales y de hábitat de los stands de cada unidad de vegetación se calculó el desvío estándar de la posición topográfica entre unidades muestrales de cada stand como medida de heterogeneidad interna de los stands.

Para los niveles de comunidad (grano de unidad muestral) y metacomunidad (grano de stand) se utilizaron estimadores de la productividad y de la diversidad y estimadores de la variabilidad de la productividad y de la riqueza entre unidades muestrales. El Índice Verde Normalizado (IVN) se utilizó como estimador de la productividad vegetal en ambos niveles, comunidad y metacomunidad. El IVN a nivel de metacomunidad se estimó como el promedio del IVN de las 5 unidades muestrales de cada stand. Se estimó el coeficiente de variación del IVN (CV-IVN) entre unidades muestrales de cada stand como el cociente entre el desvío del IVN de las cinco unidades muestrales de cada stand y la media del IVN de esas cinco unidades muestrales. La diversidad estuvo compuesta por la riqueza de especies, la equitatividad y la beta diversidad. La riqueza a escala de stand se calculó a partir de la lista florística de las 5 unidades muestrales de cada stand. Con el porcentaje de cobertura aérea de las especies para cada unidad muestral se calculó la equitatividad de los stands mediante $H'/\ln S$, donde S es la riqueza de especies del stand y H' es el índice de diversidad de Shannon: $H' = -\sum \ln(p_i)p_i$, donde p_i es la representación proporcional de la especie i para todas las unidades muestrales de cada stand con respecto al total de todas las especies. Se

calculó la beta diversidad entre las unidades muestrales de cada stand como la diferencia en riqueza entre unidades muestrales de cada stand. Se utilizó el índice de beta diversidad de Whittaker (1960): $\beta_w = S/\alpha - 1$, donde S es el número total de especies del stand y α es el promedio del número de especies por unidad muestral. Para la totalidad de las fechas analizadas la riqueza de especies varió entre 1 y 16 especies a nivel de comunidad y entre 6 y 28 especies a nivel de metacomunidad.

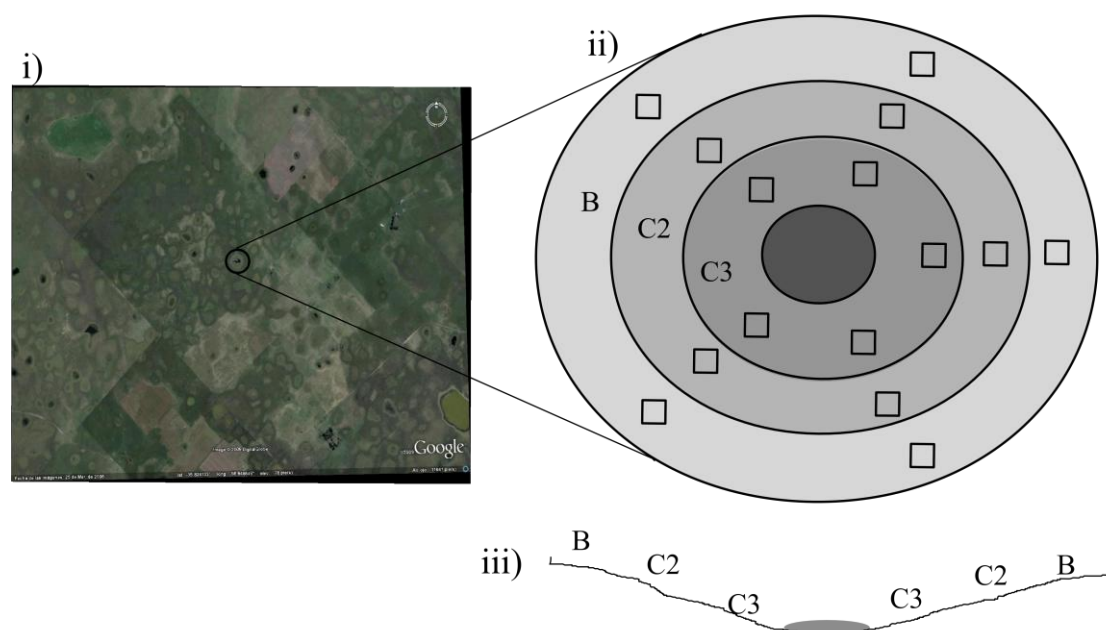


Figura 3.1: i) Imagen satelital del sitio de estudio que corresponde a la extensión del paisaje, donde se encuentran las unidades del paisaje (a modo de ejemplo se marcó una de ellas con un círculo). ii) Esquema de una unidad de paisaje en la cual se puede ver la disposición de los stands de cada unidad de vegetación (C2, C2 y B) en forma de anillo concéntrico (tonalidades de gris) a los lagos someros temporales ubicados en el centro de la unidad de paisaje (gris oscuro). En cada stand se ven las 5 unidades muestrales (cuadrados vacíos) y el nombre de la unidad de vegetación que representa el stand (C3, C2 y B). iii) Esquema del gradiente topográfico asociado a cada unidad de paisaje, en el centro se encuentra el lago somero temporal (gris oscuro) y a ambos lados se disponen los stands de cada unidad de vegetación (C3, C2 y B).

3.2.3. Análisis estadístico

Para todos los objetivos se utilizaron los modelos lineales y no lineales de efectos mixtos (nlme) para el nivel de comunidad y metacomunidad, dada la complejidad de la estructura espacial anidada de las unidades muestrales dentro de los stands de las unidades de vegetación, dentro de cada unidad de paisaje y para cada fecha. Mediante la utilización de los modelos de efectos mixtos se logró lidiar con la dependencia y

variabilidad espacial y temporal de los datos (Pinheiro y Bates 2000, Zuur *et al.* 2009, Crawley 2007). Específicamente, los modelos de efectos mixtos permitieron tener los grados de libertad adecuados y evitar las seudoréplicas, analizar la dependencia espacial y temporal de los datos y analizar la variación de la relación diversidad-productividad y el efecto de las variables ambientales, de las unidades de vegetación y de la equitatividad analizadas en el espacio (entre unidades de vegetación) y en el tiempo (entre fechas de muestreo). Para todos los modelos seleccionados se seleccionó la mejor estructura aleatoria del modelo mediante comparación del Índice de Criterio de Akaike (AIC, se tomó siempre la estructura con menor AIC y para ser diferentes tienen que diferir por 2 unidades de AIC) y análisis de varianza (ANOVA) entre las estructuras aleatorias posibles: intercepto, intercepto y pendiente, efectos aleatorios (Zuur *et al.* 2009). Cuando se consideró necesario se estimó el coeficiente de regresión (R^2) basado en el test de máxima verosimilitud, también llamado pseudo- R^2 , el cual es más apropiado para los modelos de efectos mixtos (Bartoń 2013).

Para el objetivo 1, analizar la relación directa riqueza-productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, se utilizaron modelos lineales y no lineales de efectos mixtos para el nivel de comunidad y metacomunidad y se consideró la estructura de anidamiento espacial y temporal mencionada. Para el nivel de comunidad el anidamiento fue: las unidades muestrales anidadas dentro de las unidades de vegetación, dentro las unidades de paisaje y dentro de las fechas. Para el nivel de metacomunidad el anidamiento fue: los stands dentro las unidades de paisaje y dentro fechas.

Para abordar el objetivo 2, analizar la relación entre la beta diversidad y la riqueza de especies de los stands para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, se analizó la relación entre la beta diversidad y la riqueza de especies de los stands. Para el objetivo 3, analizar la relación entre la beta diversidad y el coeficiente de variación de la productividad para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, se analizó la relación entre la beta diversidad y el coeficiente de variación de la productividad entre unidades muestrales de cada stand (CV-IVN). En ambos análisis se contempló la estructura jerárquica mencionada para el objetivo 1.

Para el objetivo 4, analizar el efecto de la equitatividad y de las variables ambientales en la relación riqueza-productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad para tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo, se realizó una rutina de búsqueda exhaustiva y una selección de los mejores modelos por máxima verosimilitud que dieran cuenta de la productividad mediante el Índice de Criterio de Akaike corregido para pequeños tamaños muestrales (AICc), se tomó siempre el modelo con el menor AICc y distinto del resto por 2 unidades de AICc (Crawley 2007). Con este procedimiento se establecieron las mejores estructuras fijas de cada modelo teniendo en cuenta el efecto de la estructura jerárquica anidada de las variables: unidad de vegetación dentro de unidad de paisaje y ésta dentro de fecha. Luego se compararon las distintas estructuras aleatorias posibles para cada modelo y se seleccionó la mejor estructura aleatoria mediante criterio de AIC y por ANOVA entre los modelos (menor AIC y distinto del resto por 2 unidades de AIC, Zuur *et al.* 2009). En ambos niveles la

presencia de la riqueza de especies en el modelo (en su forma lineal o cuadrática) fue una condición imprescindible, por lo contrario el resto de las variables estuvieron libres de estar presentes o no en los modelos. Para la rutina de búsqueda de los modelos de efectos mixtos en ambos niveles se utilizó la función *dredge* del paquete *MuMIn* (Bartoń 2013) en el programa R (R Core Team 2013). La identidad y el número de las variables predictoras en este análisis variaron para los niveles de comunidad y metacomunidad.

A nivel de comunidad, se utilizaron dentro de la estructura fija de los modelos a 20 variables explicativas de la productividad primaria: la riqueza y la equitatividad de la unidad muestral, área de los stands de cada unidad de vegetación, relación área/perímetro de los stands de cada unidad de vegetación, posición topográfica de la unidad muestral, heterogeneidad topográfica interna de cada stand, los términos cuadráticos de las variables antes mencionadas, la unidad de vegetación como variable categórica con sus tres niveles de identidad C3, C2, B y términos de interacción entre: riqueza y unidad de vegetación (riqueza x unidad de vegetación, riqueza² x unidad de vegetación), riqueza y equitatividad (riqueza x equitatividad), riqueza y posición topográfica relativa (de aquí en adelante: desnivel) (riqueza x desnivel), riqueza y heterogeneidad interna del stand (riqueza x heterogeneidad), riqueza y área de los stands de cada stand (riqueza x área), riqueza y la relación área/perímetro de los stands de cada unidad de vegetación (riqueza x área/perímetro).

A nivel de metacomunidad, se utilizaron dentro de la estructura fija a 17 posibles variables explicativas de la productividad primaria: riqueza y equitatividad del stand, área de los stands de cada unidad de vegetación, relación área/perímetro de los stands de cada unidad de vegetación, heterogeneidad topográfica interna de los stands de cada unidad de vegetación, los términos cuadráticos de las variables antes mencionadas, la unidad de vegetación como variable categórica con sus tres niveles de identidad C3, C2, B y términos de interacción (lineal y no lineal) entre riqueza y unidad de vegetación (riqueza x unidad de vegetación, riqueza² x unidad de vegetación) y entre riqueza y equitatividad de cada stand (riqueza x equitatividad, riqueza² x equitatividad, riqueza x equitatividad², riqueza² x equitatividad²).

El IVN de ambos niveles comunidad y metacomunidad varió significativamente entre fechas (a nivel de comunidad: $F = 82,2_{(4,487)}$; $p < 0,001$ y a nivel de metacomunidad: $F = 27,2_{(4,94)}$; $p < 0,001$) lo que nos permitió contemplar estadísticamente su variación temporal, teniendo en cuenta estadísticamente la dependencia temporal de los datos en cada nivel.

Todos los análisis fueron realizados en el programa R y sus paquetes asociados: *MuMIn*, *nlme* y *vegan* (R Core Team 2013, Bartoń 2013, Oksanen *et al.* 2013, Pinheiro *et al.* 2013).

3.3. Resultados

3.3.1. Relación directa riqueza de especies-productividad primaria

Los patrones encontrados para la relación riqueza-productividad para los niveles de comunidad (grano de unidad muestral) y metacomunidad (grano de stand) fueron contrastantes. A nivel de comunidad, la productividad no estuvo relacionada con la riqueza de especies (Figura 3.2, Cuadro 3.1a). La ausencia de la relación para el nivel de comunidad se mantuvo para las unidades de vegetación a lo largo del tiempo. En detalle, la pendiente y el intercepto del modelo general no variaron aleatoriamente entre unidades de vegetación y entre fechas (AIC y ANOVA entre las posibles estructuras aleatorias consideradas, Cuadro 3.1b).

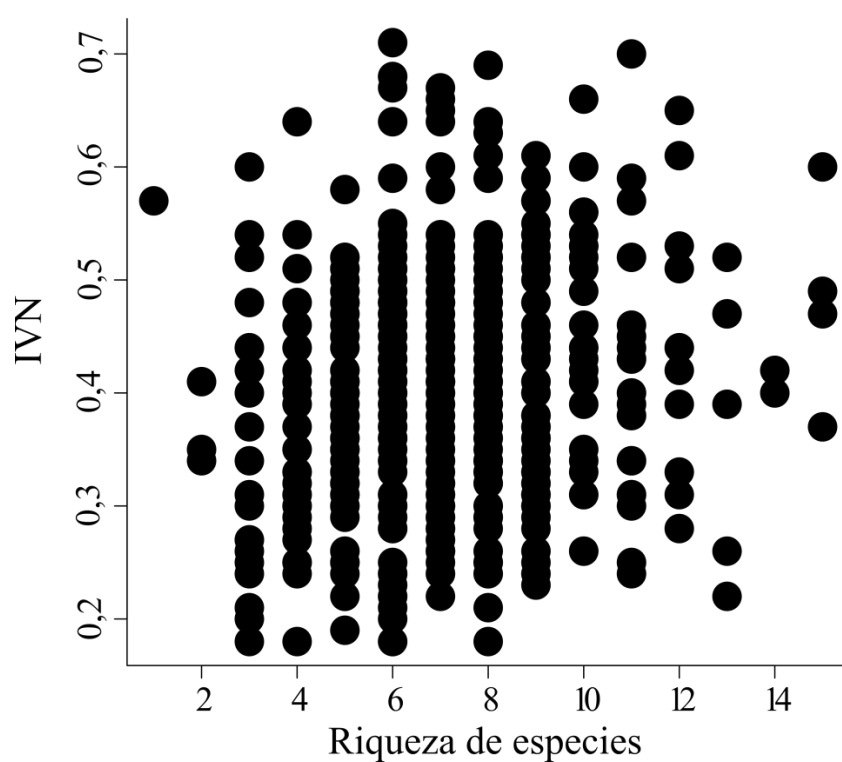


Figura 3.2. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de comunidad. Cada punto representa una unidad muestral. La relación general para las tres unidades de vegetación a lo largo del tiempo no fue significativa con un valor crítico de 0,05 (Cuadro 3.1). Los resultados de la estructura fija y aleatoria del modelo se muestran en el Cuadro 3.1a y b.

Cuadro 3.1. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de comunidad. a) Se muestran los valores estimados del modelo general para el factor fijo (riqueza), error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl) y el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1 vs 2 y 2 vs 3 (Test).

a)	Estructura fija	Estimados	Error estándar	gl	t	p
	intercepto	0,42	0,038	392	10,97	<0,001
	riqueza	0,002	0,0015	392	1,08	0,28

b)	Estructura aleatoria	Modelo	AIC	gl	Test	p
	intercepto	1	-1169	6		
	intercepto y pendiente	2	-1161	12	1 vs 2	0,67
	sin pendiente solo intercepto	3	-1170	5	2 vs 3	0,64

A nivel de metacomunidad, la productividad y la riqueza de especies estuvieron relacionadas de forma unimodal positiva (Figura 3.3, Cuadro 3.2). Para el conjunto de las unidades de vegetación y las fechas, la riqueza explicó un 17% de la variación de la productividad (Cuadro 3.2a; $R^2 = 0,17$). La productividad disminuyó desde riquezas bajas hasta las intermedias y aumentó para rangos más altos, lo cual indica un cambio en la relación funcional entre las variables a lo largo del gradiente de riqueza observada. Específicamente, en el modelo general con estructura aleatoria (Cuadro 3.2) la riqueza con la mínima productividad fue de 21 especies. La relación funcional fue consistente entre unidades de vegetación y entre fechas. En detalle, la pendiente del modelo general no varió pero sí lo hizo el intercepto entre unidades de vegetación y entre fechas (AIC y ANOVA entre las posibles estructuras aleatorias consideradas, Cuadro 3.2b).

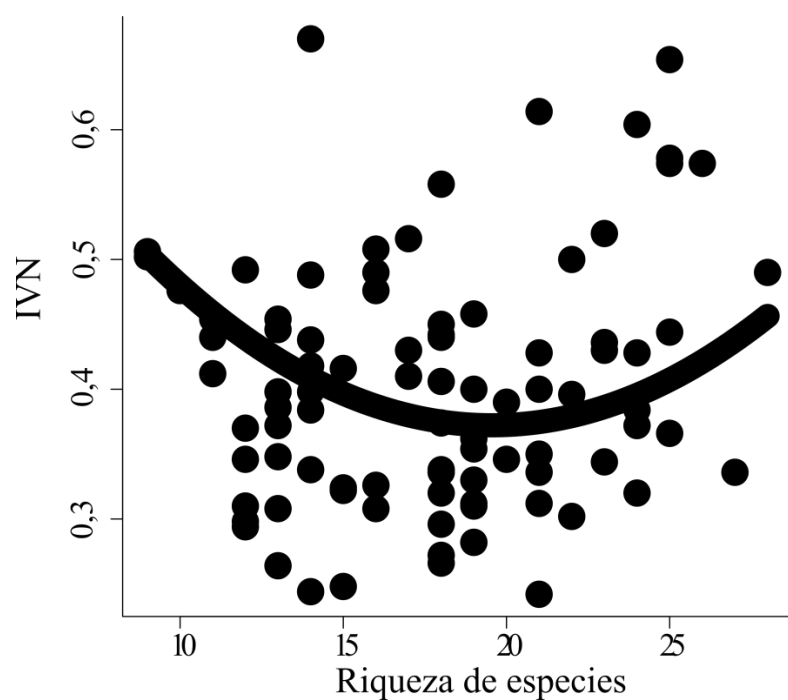


Figura 3.3. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de metacomunidad. Cada punto representa un stand de una unidad de vegetación. La línea negra representa el modelo general obtenido por el factor fijo (riqueza de especies) y la estructura de anidamiento. Los resultados de la estructura fija y aleatoria del modelo se muestran en el Cuadro 3.2a y b.

Cuadro 3.2. Relación riqueza-productividad (IVN) a nivel de metacomunidad. a) Se muestran los valores estimados para los factores fijos (riqueza y riqueza²), error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria contuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura por AIC y ANOVA fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs2 y 2vs 3 (Test).

a)	Estimados	Error estándar	gl	T	P	
intercepto	0,824 (0,04)	0,099	53	8,25	<0,001	
riqueza	-0,042	0,010	53	-4,05	<0,001	
riqueza²	0,001	0,0003	53	3,76	<0,001	
b)	Estructura aleatoria	Modelo	AIC	gl	Test	P
intercepto		1	-228	7		
intercepto y pendiente		2	-200	21	1 vs 2	1
sin pendiente solo intercepto		3	-212	5	2 vs 3	0,25

3.3.2. Relación entre la riqueza de especies y la beta diversidad

La riqueza de los stands y la beta diversidad entre las unidades muestrales de cada stand estuvieron relacionadas de forma lineal positiva (modelo general, Cuadro 3.3a y Figura 3.4). Para el conjunto de las unidades de vegetación y las fechas la riqueza explicó un 18% de la variación de la beta diversidad (Cuadro 3.3a; $R^2 = 0,18$). La relación funcional fue consistente entre unidades de vegetación y entre fechas. En detalle, la pendiente del modelo general no varió pero sí lo hizo el intercepto entre unidades de vegetación y entre fechas (AIC y ANOVA entre las posibles estructuras aleatorias consideradas, Cuadro 3.3b).

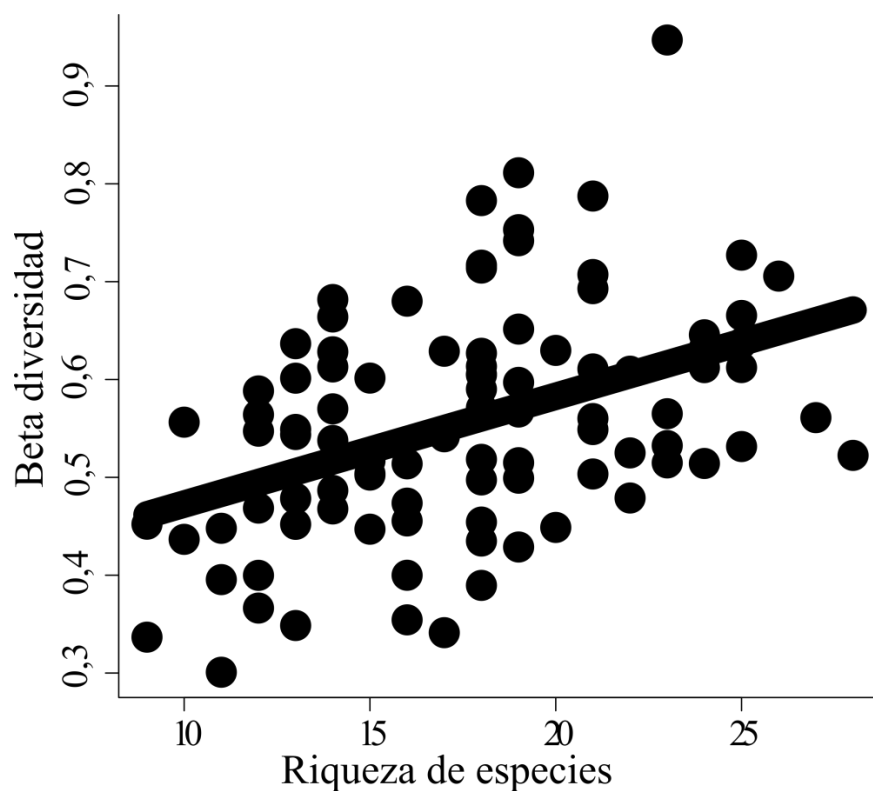


Figura 3.4. Relación entre la riqueza de especies de los stands y la beta diversidad entre unidades muestrales de cada stand. Cada punto representa un stand de una unidad de vegetación. La línea negra representa el modelo general obtenido por el factor fijo (riqueza de especies) y la estructura de anidamiento. Las fechas y unidades de vegetación fueron tomadas en el modelo como factor aleatorio y la comunidad anidada dentro de la fecha (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Relación entre la riqueza de especies de los stands y la beta diversidad entre unidades muestrales de cada stand. a) Se muestran los valores estimados para los factores fijos (riqueza, error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria tuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura por AIC y ANOVA fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1 vs 2 y 2 vs 3 (Test).

a) Estructura fija	Estimados	Error estándar	gl	t	p
intercepto	0,33 ()	0,04	54	7,88	<0,001
riqueza	0,013	0,002	54	5,64	<0,001
b) Estructura aleatoria	Modelo	AIC	gl	Test	p
intercepto	1	-162	6		
intercepto y pendiente	2	-155	12	1 vs 2	0,6
sin pendiente solo intercepto	3	-138	5	2 vs 3	<0,001

3.3.3. Relación entre la beta diversidad y el coeficiente de variación de la productividad

La beta diversidad entre las unidades muestrales de cada stand y el coeficiente de variación de la productividad entre las unidades muestrales de cada stand estuvieron relacionados de forma unimodal negativa (modelo general, Figura 3.5, Cuadro 3.4). Para el conjunto de las unidades de vegetación y las fechas la beta diversidad explicó un 10% del CV-IVN (Cuadro 3.4a; $R^2 = 0,10$). El coeficiente de variación de la productividad (CV-IVN) aumentó desde beta diversidades bajas hasta intermedias, hasta alcanzar un máximo ($CV-IVN_{max} = 0,15$ para beta diversidad = 0,66) y disminuyó para rangos altos (Figura 3.5). La relación funcional fue consistente entre unidades de vegetación y entre fechas. En detalle, la pendiente del modelo general no varió pero sí lo hizo el intercepto entre unidades de vegetación y entre fechas (AIC y ANOVA entre las posibles estructuras aleatorias consideradas, Cuadro 3.4b).

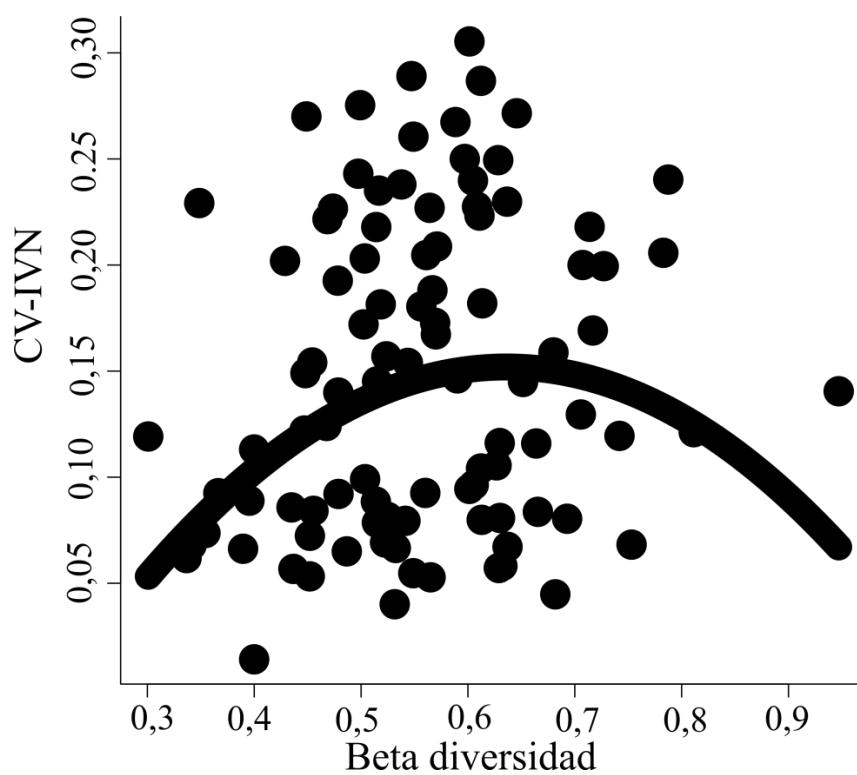


Figura 3.5. Relación beta diversidad - variación de la productividad (CV-IVN) entre unidades muestrales de cada stand. Cada punto representa un stand de una unidad de vegetación. La línea negra representa el modelo general obtenido por el factor fijo (riqueza de especies) y la estructura anidada (Cuadro 3.4). Las fechas y unidades de vegetación fueron tomadas en el modelo como factor aleatorio y la unidad de vegetación anidada dentro de la fecha.

Cuadro 3.4. Relación beta diversidad - variación de la productividad (CV-IVN) entre unidades muestrales de cada stand. a) Se muestran los valores estimados para los factores fijos (beta y beta²), error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria contuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1vs2 y 2vs 3 (Test).

a) Estructura fija	Estimados	Error estándar	gl	t	p
intercepto	-0,2 (0,025)	0,11	53	-1,74	0,06
beta	1,06	0,39	53	2,75	<0,01
beta ²	-0,82	0,33	53	-2,46	<0,05
b) Estructura aleatoria	Modelo	AIC	gl	Test	p
intercepto	1	-235	7		
intercepto y pendiente	2	-227	21	1 vs 2	0,12
sin pendiente solo intercepto	3	-229	5	2 vs 3	0,02

3.3.4. Modelos múltiples con las variables ambientales y la equitatividad

A nivel de comunidad, la productividad primaria estuvo asociada significativamente con la riqueza de especies, la equitatividad y las unidades de vegetación, con diferentes formas para cada una (Cuadro 3.5, Figura 3.6). A nivel de comunidad, las variables de diversidad en conjunto explicaron un 2% de la variación de la productividad primaria ($R^2=0,02$, Cuadro 3.5). La diversidad (riqueza y equitatividad) junto con las unidades de vegetación explicaron el 9% de la variación de la productividad ($R^2=0,09$, Cuadro 3.5). La relación funcional fue consistente entre unidades de vegetación y entre fechas. En detalle, el modelo general no varió la pendiente pero sí el intercepto entre unidades de vegetación y entre fechas (AIC y ANOVA entre las posibles estructuras aleatorias consideradas, Cuadro 3.5b). Los modelos con interacciones entre las variables de la estructura fija fueron evaluados y descartados en la selección de los modelos mediante criterio de AIC y ANOVA.

La Figura 3.6 muestra la relación entre la variación del IVN que no fue explicada por dos de esas variables y la tercera variable de acuerdo al mejor modelo general de efectos mixtos elegido (Cuadro 3.5). La riqueza sola no estuvo relacionada con la productividad (Cuadro 3.1), pero sí explicó parte de la variación del IVN no explicada por la equitatividad y la unidad de vegetación ($p<0,05$, Cuadro 3.5, Figura 3.6a). La productividad se asoció lineal y positivamente con la riqueza y las unidades de vegetación y de forma unimodal negativa con la equitatividad (según se indica en el

Cuadro 3.5). La equitatividad explicó parte de la variación no explicada por la riqueza y la unidad de vegetación de manera unimodal negativa (Figura 3.6b, Cuadro 3.5). Finalmente, la unidad de vegetación explicó parte de la variación no explicada por la riqueza y la equitatividad (Figura 3.6c, Cuadro 3.5). Las unidades de vegetación C3 y C2 presentaron mayores productividades que la unidad de vegetación B tomada como referencia (valores estimados en Cuadro 3.5).

Las otras 16 variables consideradas en la rutina de selección no estuvieron presentes en el mejor modelo seleccionado: área de los stands, relación área/perímetro de los stands, desnivel, heterogeneidad topográfica interna de cada stand, los términos cuadráticos de las variables antes mencionadas, la riqueza² y términos de interacción (riqueza x unidad de vegetación, riqueza² x unidad de vegetación, riqueza x equitatividad, riqueza x desnivel, riqueza x heterogeneidad, riqueza x área, riqueza x área/perímetro).

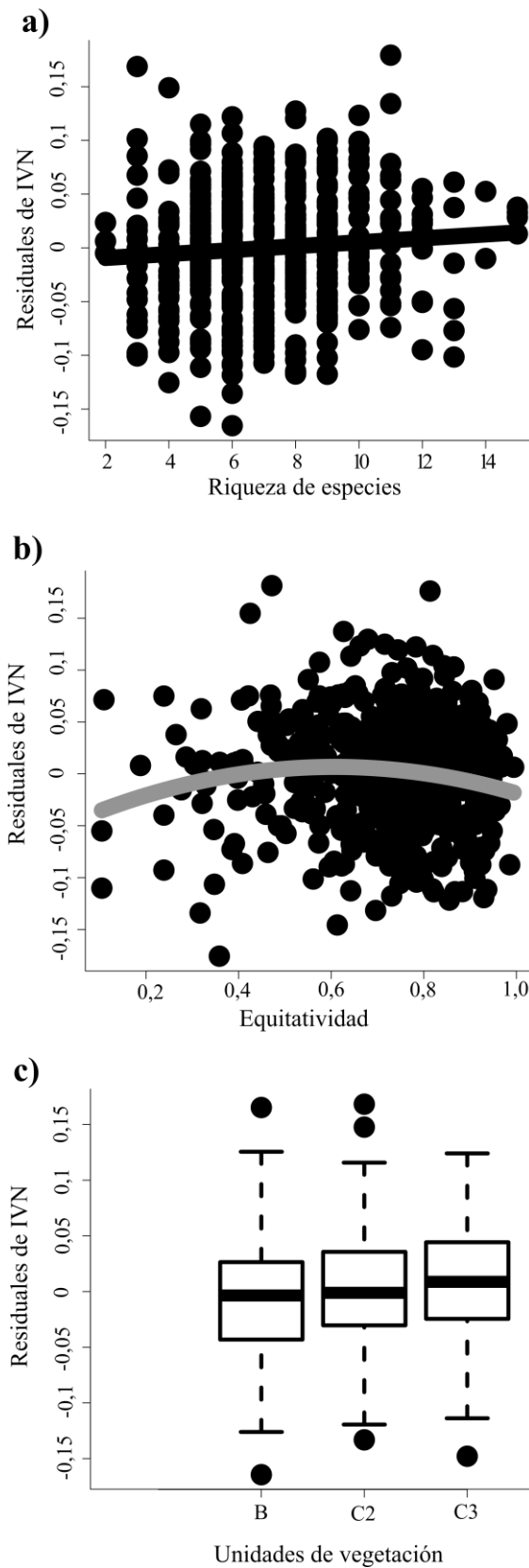


Figura 3.6: Relación entre la productividad y la riqueza, la equitatividad y las unidades de vegetación a nivel de comunidad. Las relaciones se representan como el residual de los modelos que relacionan la productividad con dos de las tres variables y la tercera variable. a) Residual del modelo que relaciona el IVN con la equitatividad y la unidad de vegetación en función de la riqueza. La línea negra representa el modelo parcial general obtenido para el factor fijo riqueza. b) Residual del modelo que relaciona el IVN con la riqueza y la unidad de vegetación en función de la equitatividad. La línea gris representa el modelo parcial general obtenido para el factor fijo equitatividad. c) Residual del modelo que relaciona el IVN con la riqueza y la equitatividad en función de las unidades de vegetación. La línea horizontal gruesa muestra la mediana. Las líneas de base y superiores de las cajas muestran los percentiles 25 y 75 respectivamente. Las líneas verticales representan 2 desvíos estándar. Los puntos localizados por encima o por debajo de 2 desvíos estándar son graficados individualmente y representan datos de una unidad muestral. Las fechas y unidades de vegetación fueron tomadas en el modelo general (Cuadro 3.5) como factor aleatorio y la unidad de vegetación anidada dentro de la fecha.

Cuadro 3.5. Modelo de efecto mixto seleccionado para la relación productividad (IVN) vs riqueza, equitatividad y unidades de vegetación a nivel de comunidad. a) Se muestran las pendientes estimadas de los factores fijos (riqueza, equitatividad) y los estimados para las unidades de vegetación C3 y C2 con respecto a la unidad B que es la unidad de vegetación de referencia y no se muestra en el cuadro. También se muestra: error estándar, los grados de libertad (gl) y el p-valor de los parámetros estimados en el modelo. Dado que la mejor estructura aleatoria contuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para el modelo general, la mejor estructura fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1 vs 2 y 2 vs 3 (Test).

a)	Estimados	Error estándar	gl	t	p	
intercepto	0,303 (0,04)	0,050	389	6,10	<0,001	
riqueza	0,004	0,002	389	2,32	<0,05	
equitatividad	0,263	0,105	389	2,50	<0,05	
equitatividad²	-0,219	0,081	389	-2,70	<0,01	
C2	0,034	0,012	54	2,73	<0,01	
C3	0,082	0,012	54	6,91	<0,001	
b)	Estructura aleatoria	Modelo	AIC	gl	Test	p
intercepto		1	-853	10		
intercepto y pendiente		2	-814	49	1 vs 2	0,45
sin pendiente solo intercepto		3	-826	5	2 vs 3	<0.01

A nivel de metacomunidad, la productividad estuvo asociada significativamente a la riqueza, la equitatividad y las unidades de vegetación. A través de la selección de modelos se obtuvieron cinco modelos (M1 a M5) similares estadísticamente por AIC y ANOVA. De esos cinco modelos obtenidos, solamente se muestran en el Cuadro 3.6 los dos modelos con menor número de variables, el resto se muestran en el Apéndice complementario al Cuadro 3.6. Todos los modelos incluyeron a las unidades de vegetación como variable categórica y a las variables de diversidad que variaron en su identidad. Por ejemplo, en uno de los modelos seleccionados (M1) la riqueza de especies y su término cuadrático fueron las únicas variables de diversidad incluidas en el modelo y juntas explicaron el 10% de la variación de la productividad ($R^2=0,1$). El resto de los modelos (M2 a M5) tuvieron a la riqueza, la equitatividad y términos de interacción entre ellas y juntas explicaron entre el 14% y 21% de la variación de la productividad ($R^2= 0,14$ y $0,21$ en Apéndice complementario al Cuadro 3.6). En todos los modelos seleccionados las unidades de vegetación C3 y C2 fueron más productivas significativamente que la unidad de referencia B (Cuadro 3.6 y Apéndice complementario al Cuadro 3.6) y en su conjunto capturaron en promedio alrededor del

20% de la variación de la productividad. Los modelos (M1 a M5) lograron explicar entre el 30 y 43 % de la variación de la productividad (Cuadro 3.6 y Apéndice complementario al Cuadro 3.6). Las interacciones entre las variables que no están presentes en el Cuadro 3.6 o en el Apéndice complementario al Cuadro 3.6 fueron descartadas mediante la rutina de selección de modelos por AIC y ANOVA al igual que en el nivel de comunidad. En todos los modelos (M1 a M5) las relaciones funcionales dadas por las pendientes de los modelos, fueron consistentes para las unidades de vegetación a lo largo del tiempo. Lo único que varió de forma aleatoria en los modelos según AIC y ANOVA fue el nivel de productividad (intercepto) a la que se dio la relación para cada fecha y para cada unidad de vegetación (Cuadro 3.6b y Apéndice complementario al Cuadro 3.6).

Las otras 12 variables consideradas en la rutina de selección no ingresaron en los mejores modelos seleccionados (en el Cuadro 3.6): equitatividad del stand, área de los stands, relación área/perímetro de los stands, heterogeneidad topográfica interna de los stands, los términos cuadráticos de las variables antes mencionadas y los términos de interacción: riqueza x unidad de vegetación, riqueza² x unidad de vegetación, riqueza x equitatividad, riqueza x equitatividad².

Cuadro 3.6. Modelos de efectos mixtos seleccionados para la relación productividad (IVN) vs la riqueza, la equitatividad y las unidades de vegetación a nivel de metacomunidad. a) Se muestran los valores estimados de los coeficientes de los factores fijos (riqueza, equitatividad y unidades de vegetación) de cada modelo (M1 y M2). Se muestran las pendientes estimadas de las unidades de vegetación C3 y C2 con respecto a la unidad B que es la unidad de vegetación de referencia y no se muestra en el cuadro. Dado que la mejor estructura aleatoria tuvo como único término aleatorio significativo al intercepto, se muestra el desvío estándar del intercepto dada la estructura anidada. La última fila muestra el nivel de ajuste promedio (R^2) de cada modelo. b) Se muestran las estructuras aleatorias consideradas para los modelos generales M1 y M2, en ambos casos la mejor estructura aleatoria fue la que tuvo al intercepto como factor aleatorio. Para M1 y M2 Se muestra el valor de AIC de cada modelo (1, 2, 3), los grados de libertad (gl), el p-valor (p) para el ANOVA entre los modelos 1 vs 2 y 2 vs 3 (Test).

		M1	M2			
a)	Estructura fija					
	Intercepto	0,66 (0,03)	0,66 (0,03)			
	Riqueza	-0,032	-0,032			
	riqueza ²	0,001	-			
	riqueza ² x equitatividad	-	0,003			
	riqueza ² x equitatividad ²	-	-0,002			
	C2	0,03	0,03			
	C3	0,08	0,08			
	R ²	0,30	0,40			
b)	Estructura aleatoria	Modelo	AIC	gl	Test	P
M1	Intercepto	1	-271	8		
	intercepto y pendiente	2	-254	36	1 vs 2	0,08
	sin pendiente solo intercepto	3	-231	4	2 vs 3	<0,0001
M2	Intercepto	1	-269	9		
	intercepto y pendiente	2	-239	49	1 vs 2	0,15
	sin pendiente solo intercepto	3	-231	4	2 vs 3	<0,0001

3.4. Discusión

El conjunto de los resultados mostró una relación diversidad-productividad débil, tanto a nivel de comunidad (grano de unidad muestral) como de metacomunidad (grano de stand). Las comunidades estudiadas ya estaban establecidas y mostraban amplios gradientes de riqueza y productividad similares a los observados en trabajos previos en pastizales de la Depresión del Salado (Rusch y Oesterheld 1997, Paruelo *et al.* 2000, Perelman *et al.* 2007, Aragón y Oesterheld 2008): riqueza de 1 a 16 especies a nivel de comunidad y 1 a 28 especies nivel de metacomunidad, productividad (IVN) de 0,2 a 0,7 en ambos niveles. Aun con estos gradientes, la relación directa a nivel de comunidad no fue significativa (Figura 3.2) y cuando se la encontró mediada por otras variables también fue débil (Figura 3.6). A escala de metacomunidad, la fortaleza aumentó aunque siguió con niveles de asociación menores al 21%. Los resultados sugieren que encontrar una relación significativa entre la diversidad y la productividad dependería en algunos casos de la consideración de variables ambientales (Cuadro 3.5 y 3.6). Esto concuerda con trabajos previos de experimentos observacionales en pastizales similares, que muestran debilidad y variabilidad en los patrones diversidad-productividad (Mittelbach 2001, Grace *et al.* 2007) y ausencia de la relación (por ejemplo en los pastizales analizados por Adler *et al.* 2011). En cambio, la mayoría de los experimentos sintéticos muestran relaciones más fuertes (por ejemplo: Tilman *et al.* 2001), aunque recientemente estos han sido fuertemente criticados por su falta de realismo en la condiciones experimentales y su dificultad de extrapolación a las situaciones naturales (Diaz *et al.* 2003, Jiang *et al.* 2009). Los resultados aquí presentados sugieren que la relación fuerte mostrada en esos experimentos se diluyó en la situación de campo observada, probablemente debido a la acción de otras variables con mayor influencia sobre la productividad y la diversidad (Grace *et al.* 2007, Cardinale *et al.* 2009, Grace *et al.* 2014).

Los resultados que fueron significativos mostraron relaciones positivas entre la riqueza y la productividad a nivel de comunidad y a nivel de metacomunidad. A nivel de comunidad, la relación entre la riqueza y la productividad solamente apareció cuando las variables ambientales (sintetizadas en las unidades de vegetación) y la equitatividad fueron incluidas en el análisis (Figura 3.6, Cuadro 3.5). En cambio, a nivel de metacomunidad la riqueza de especies estuvo asociada con la productividad primaria tanto en ausencia (Figura 3.3, Cuadro 3.2) como en presencia de la equitatividad y de las variables ambientales (Cuadro 3.6). En ambos niveles, comunidad y metacomunidad, la relación entre la diversidad (riqueza y equitatividad) y la productividad fue consistente a lo largo del tiempo y entre las unidades de vegetación presentes.

A nivel de comunidad la relación riqueza-productividad lineal positiva observada estaría dada por la acción preponderante de la *complementariedad de especies* (Figura 3.6a, Cuadro 3.5). Sin embargo, el resultado podría deberse a la acción de procesos estocásticos de aumento de la riqueza y la productividad (Loreau 2010,

Barton *et al.* 2013) dado que: son análisis de correlación, la relación riqueza-productividad directa no existió (Figura 3.2, Cuadro 3.1) pero apareció cuando se incluyó la equitatividad y las unidades de vegetación (Figura 3.5, Cuadro 5) y dado el bajo nivel de explicación por las variables de diversidad (riqueza y equitatividad, $R^2=0,2$). La equitatividad (Cuadro 3.5, Figura 3.6b) mostró una relación unimodal negativa lo cual sugiere un cambio en el balance de la acción de los mecanismos a lo largo del gradiente de equitatividad. Además, la consideración de las unidades de vegetación permitió observar la asociación entre la riqueza y la productividad (Cuadro 3.5, Figura 3.6c), lo cual sugiere efectos mediados por características internas microambientales de los stands. Como se mencionó, esas características microambientales determinarían y estarían sintetizadas por la identidad y presencia de las unidades de vegetación (Perelman *et al.* 2001, Batista *et al.* 2005, Chaneton 2005).

A nivel de metacomunidad la relación riqueza-productividad unimodal sugiere un cambio en el balance de la acción de distintos mecanismos y procesos a lo largo del gradiente de riqueza (fase descendente y ascendente, Figura 3.3). Este cambio funcional, observado en el punto de inflexión de la curva, podría estar dado por mecanismos ligados al cambio de la riqueza entre las unidades muestrales y la variabilidad de la productividad (beta diversidad versus CV-IVN, Figura 3.5). El CV-IVN estuvo relacionado con la beta diversidad (Figura 3.5, Cuadro 3.4), que aumentó junto con la riqueza de los stands (Figura 3.4, Cuadro 3.3). Los stands con riquezas cercanas a las 21 especies mostraron una beta diversidad intermedia (Figura 3.4) y el mínimo promedio de productividad (punto de inflexión en Figura 3.3) compuesto por las productividades más variables entre unidades muestrales de los stands (punto de inflexión en Figura 3.5). En detalle, el mínimo promedio de productividad de los stands (riqueza= 21,7 en Figura 3.3) se dio en las 21 especies (el punto de inflexión en Figura 3.3). Al tomar esa riqueza y sustituirla en el modelo general entre la riqueza de los stands y la beta diversidad (Figura 3.4, Cuadro 3.3) se obtuvo un valor promedio de $\beta=0,6$. Por otro lado, cuando el coeficiente de variación de la productividad llegó a su máximo, el β observado fue 0,66 (punto de inflexión en Figura 3.5, β despejada del modelo mostrado en el Cuadro 3.4). Por lo tanto, ambos puntos de inflexión de los modelos: riqueza versus IVN (Figura 3.3 y Cuadro 3.2) y beta diversidad versus CV-IVN (Figura 3.5 y Cuadro 3.4), se dan a una beta diversidad cercana a 0,6 y una riqueza cercana a las 21 especies. Esto indicaría que la conectividad de las escalas y el recambio de la riqueza podrían ser factores determinantes del cambio funcional de la relación diversidad-productividad.

Los resultados de la relación directa diversidad-productividad a nivel de metacomunidad (Figura 3.3, Cuadro 3.2), la relación beta diversidad-riqueza de los stands (Figura 3.4, Cuadro 3.3) y la relación entre el CV-IVN y la beta diversidad (Figura 3.5, Cuadro 3.4) apoyan la idea de que la conectividad entre escalas espaciales propiciaría un cambio en el balance de los mecanismos actuantes entre la fase descendente y la ascendente de la relación riqueza-productividad (Figura 3.3). Primero, en la fase descendente (Figura 3.3) la caída de la productividad observada podría indicar la acción preponderante del mecanismo de *selección de especies de baja productividad*.

Sin embargo, en los rangos bajos de riqueza y de beta diversidad observados quizás se incluyeron por azar especies de baja y alta productividad, lo que podría explicar el aumento de la variación de la productividad entre unidades muestrales de cada stand (CV-IVN, Figura 3.5, Cuadro 4). La acción de procesos estocásticos junto con la mencionada *selección de especies de baja productividad*, podrían causar la fase descendente de la relación diversidad-productividad a escala de metacomunidad (Figura 3.3). Segundo, en la fase ascendente (Figura 3.3) el aumento de la productividad podría estar dado por la acción preponderante del mecanismo de *complementariedad de especies o de grupo*, ambos mecanismos causados por un aumento de la riqueza. Podría ser la *complementariedad de grupo* el mecanismo preponderante porque la relación es consistente entre las unidades de vegetación, determinadas por un grupo particular de especies. En cambio, si fuese más fuerte la acción de la *complementariedad de especies* podría haber variado la relación entre unidades de vegetación, resultado que no sucedió (Cuadro 3.2b). Sin embargo, los análisis y los resultados obtenidos no permiten disgregar fuertemente ambos mecanismos. Por lo tanto, otra posible explicación sería que por azar el aumento de la riqueza aportaría especies raras (baja abundancia en el paisaje) con atributos de buenas competidoras y altamente productivas, por la *selección de especies de alta productividad*. La preponderancia de este último mecanismo explicaría: a) la disminución del coeficiente de variación de la productividad entre las unidades muestrales de cada stand conforme aumenta la beta diversidad (fase descendente, Figura 3.5) y la riqueza de especies de los stands (Figura 3.4) y b) el aumento de la riqueza del stand y la productividad (fase ascendente, Figura 3.3).

Los resultados sugieren una interacción de mecanismos entre el nivel de comunidad y el nivel de metacomunidad. El aumento de la riqueza de especies de los stands está asociado al aumento de la beta diversidad entre unidades muestrales de los stands (Figura 3.4, Cuadro 3.3). La relación entre la comunidad y la metacomunidad podría darse por tres mecanismos dependientes de la conectividad entre estos niveles (Chase y Leibold 2002, Chase y Ryberg 2004, Símová *et al.* 2012, Chalcraft 2013, Pasari *et al.* 2013). Primero, la alta conectividad entre las unidades muestrales y los stands podría promover el *subsidio* de individuos y especies desde los stands hacia las unidades muestrales. Segundo, la *heterogeneidad ambiental interna* de los stands podría otorgar distintas condiciones ambientales para el establecimiento de las especies y ser un filtro para la llegada de especies desde los stands. Tercero, el aumento de la riqueza y la *diferenciación de nicho* de las especies podrían otorgarle a la unidad muestral un mayor aprovechamiento de los recursos por *complementariedad de especies o de grupo*, lo que explicaría el aumento de la riqueza y la productividad local (Figura 3.6).

Es importante la consideración del efecto del gradiente ambiental de pequeña escala espacial sobre la relación diversidad-productividad a nivel de comunidad y metacomunidad. Este capítulo muestra que considerar gradientes ambientales de pequeña escala (aquí representado por las unidades de vegetación) ayuda a capturar relaciones significativas entre la diversidad y la productividad. El paisaje utilizado en este capítulo contiene gradientes naturales de disponibilidad de agua en cada unidad de paisaje. Este gradiente topográfico e hidromórfico estaría asociado a distintos gradientes

ambientales del suelo que determinarían la presencia y abundancia de las especies en las unidades de vegetación (Perelman *et al.* 2001, Batista *et al.* 2005, Chaneton 2005). Según los resultados, la relación riqueza-productividad es significativa cuando las unidades de vegetación son parte del modelo de regresión y explican parte de la variación de la productividad. Esto apoya el trabajo de Loreau (2010), quien propone que para comprender la influencia de las variables ambientales sobre la relación diversidad-productividad hay que considerar en los experimentos de campo gradientes ambientales de pequeña escala espacial en la cual ocurren las interacciones entre los organismos. Si bien hay teoría y trabajos experimentales que evalúan el efecto de las condiciones ambientales sobre atributos de biodiversidad y funcionamiento ecosistémico, la enorme mayoría se ha centrado en el efecto de éstas sobre la estabilidad estructural y funcional de los sistemas a lo largo del tiempo y en menor medida en el efecto sobre la relación diversidad-productividad a lo largo del tiempo (Yachi y Loreau 1999, Loreau 2000). Los gradientes ambientales más frecuentemente considerados a pequeñas escalas espaciales han sido los utilizados en experimentos de ensamblajes sintéticos, lo cual tiene grandes dificultades de extrapolación de los resultados a condiciones naturales en el campo (Díaz *et al.* 2003, Jiang *et al.* 2009).

La presencia de la equitatividad en los mejores modelos a nivel de comunidad y metacomunidad, sugiere que hay efectos de identidad que dan cuenta de parte de la variación de la productividad y para la metacomunidad esos efectos dependieron de la riqueza observada (Cuadro 3.6). La asociación entre la equitatividad y la productividad para ambos niveles fue consistente a lo largo del tiempo (Figura 3.6 y Cuadro 3.5 y 6, apéndice al Cuadro 3.6). Específicamente, a nivel de comunidad el efecto de la equitatividad sobre la productividad no dependió de la riqueza pero en cambio la consideración de la equitatividad fue clave para develar la relación directa entre la riqueza y la productividad a nivel de comunidad. A nivel de metacomunidad, la equitatividad interactuó con la riqueza y la inclusión de los términos de interacción mejoró los niveles de explicación de la productividad (Cuadro 3.6 y apéndice al Cuadro 3.6). En los últimos años algunos trabajos han tomado a la equitatividad como variable clave y han mostrado el efecto de su variación sobre el funcionamiento ecosistémico (Isbell *et al.* 2008, Isbell *et al.* 2009, Wittebolle *et al.* 2009). En la misma línea, los resultados de este capítulo, sugieren la importancia de la equitatividad en la relación diversidad-productividad tanto en los niveles de análisis considerados (comunidad y metacomunidad) como en la escala temporal analizada.

Algunas características importantes de los resultados observados merecen especial consideración. Primero, los resultados son meramente correlativos y por lo tanto no es posible asignar causalidad a las relaciones observadas ni identificar los mecanismos actuantes más allá de algunos posibles, para lo cual experimentos de remoción serían una buena alternativa. Segundo, los coeficientes de regresión mostrados fueron calculados por test de máxima verosimilitud más apropiado para los modelos de efectos mixtos utilizados (Bartón 2013). Algunos autores critican la interpretación de los resultados basados en estos pseudo- R^2 y en cambio sugieren discutir en base a la significancia de los modelos obtenidos. Los resultados observados mostraron relaciones

con bajos R^2 y todos los parámetros de los modelos fueron significativos. Por otra parte, trabajos previos mostraron coeficientes de regresión con valores similares a los aquí encontrados (Tilman *et al.* 2001; Mokany *et al.* 2008; Reich *et al.* 2012). De todas formas el objetivo de este capítulo no fue capturar la mayor variación de la productividad posible, sino analizar la presencia de una relación diversidad-productividad. Tercero, como ya se mencionó a pequeña escala espacial la relación solo existió al considerar en los modelos a las unidades de vegetación y la equitatividad y aún así la relación encontrada fue débil. Estos dos últimos aspectos sugieren que las relaciones diversidad-productividad existen débilmente en la naturaleza y para poder observarlas en distintas escalas espaciales hay que incluir variables que remuevan parte de la variación de la productividad.

En síntesis, en el sistema analizado la productividad está relacionada con la diversidad (riqueza y equitatividad). Esta relación es débil a nivel de comunidad y es más fuerte a nivel de metacomunidad. Para detectar la relación lineal riqueza-productividad a nivel de comunidad fue necesaria la consideración de las unidades de vegetación y de la equitatividad. En cambio, a nivel de metacomunidad la relación riqueza-productividad se observó sin la necesidad de incluir otras variables. Por otra parte, la equitatividad resultó una variable importante en la relación diversidad-productividad para ambos niveles de análisis. Además, todas las relaciones observadas en ambos niveles de análisis fueron un patrón consistente a lo largo del tiempo. Únicamente varió entre fechas el nivel de productividad al que se dio cada relación, lo cual sugiere una fuerte estabilidad temporal de la relación diversidad-productividad observada. Es importante destacar que la mayoría de los mecanismos bióticos propuestos en la literatura para la relación diversidad-productividad fueron observados en grandes escalas espaciales cuando en realidad son esperables que actúen a escalas espaciales pequeñas (de unos pocos metros) donde los organismos tienen una mayor interacción y no a grandes escalas donde los organismos difícilmente interactúan (Loreau 2010). En este sentido resulta relevante el análisis de la relación diversidad-productividad a granos espaciales pequeños con fuertes gradientes ambientales, como los aquí utilizados al considerar las distintas unidades de vegetación en el análisis de la relación diversidad-productividad. Si bien los resultados son correlativos y no permiten disgregar los mecanismos subyacentes, a lo largo del capítulo se han discutido los posibles mecanismos que concuerdan en sus predicciones con los resultados obtenidos y se han planteado algunas de las posibles opciones causales. En este sentido, los resultados sugieren la interacción de mecanismos propios de cada grano de observación, entre las unidades muestrales y los stands. A nivel de comunidad (grano unidad muestral), procesos estocásticos y el mecanismo de *complementariedad de especies* serían los mecanismos preponderantes. A nivel de metacomunidad (grano de stand) la alternancia de la *selección de especies de baja y alta productividad* y la *complementariedad de especies y/o de grupos* serían los mecanismos más importantes.

CAPITULO IV

Experimento manipulativo en Argentina

Relaciones causales y correlativas entre la diversidad y la productividad de niveles tróficos de un pastizal natural asociado a lagos someros temporales.

4.1. Introducción

4.1.1. Introducción general

En el contexto de cambio global de las últimas décadas, con la consecuente pérdida de especies y las aceleradas tasas de cambio en el funcionamiento ecosistémico, se ha generado un creciente interés por los efectos de la diversidad de especies (riqueza y equitatividad) sobre la productividad de los ecosistemas. Con este interés, desarrollos teóricos y trabajos experimentales han abordado el análisis de la relación biodiversidad-productividad, con la inclusión de distintos niveles tróficos, en distintos ecosistemas y alternando distintas direcciones causales entre diversidad y productividad. Si bien existen análisis críticos de las relaciones diversidad-productividad dentro y entre niveles tróficos, así como también de las relaciones diversidad-diversidad y productividad-productividad entre niveles tróficos, el marco teórico y empírico no ha logrado un consenso en la forma de las relaciones y tampoco en los mecanismos subyacentes o en la dirección causal de las relaciones entre las variables consideradas. Numerosos trabajos de diverso tipo (modelos teóricos, meta-análisis, experimentos observacionales y manipulativos) han mostrado, sugerido y descrito distintos patrones de relación y mecanismos subyacentes aunque estos muchas veces han sido contrapuestos en sus predicciones (algunas revisiones que puntualizan, ejemplifican y sintetizan lo dicho: Tilman 1999, Waide *et al.* 1999, Mittelbach 2001, Cardinale *et al.* 2009, Cusens *et al.* 2012).

A modo general, este capítulo aborda las interacciones multi-tróficas entre la diversidad y la productividad de plantas, herbívoros, carnívoros y omnívoros de un pastizal. Específicamente, enfatiza las relaciones causales detrás de los patrones y la naturaleza multitrófica de las comunidades, integrando los niveles tróficos de productores primarios, invertebrados herbívoros, carnívoros y omnívoros. A diferencia de los anteriores, este capítulo se basa en ocho análisis causales y una relación correlativa agrupadas en cinco secciones (Figura 4.1): 1) dentro del nivel trófico de plantas: efecto de la diversidad sobre la productividad y viceversa; 2) relaciones correlativas diversidad-productividad dentro de niveles tróficos de consumidores; 3) efecto de la diversidad de la comunidad vegetal sobre la diversidad y la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros; 4) efecto de la productividad primaria sobre la diversidad y productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros; 5) el efecto de la presencia y ausencia de los tres niveles tróficos de consumidores sobre la diversidad y productividad primaria.

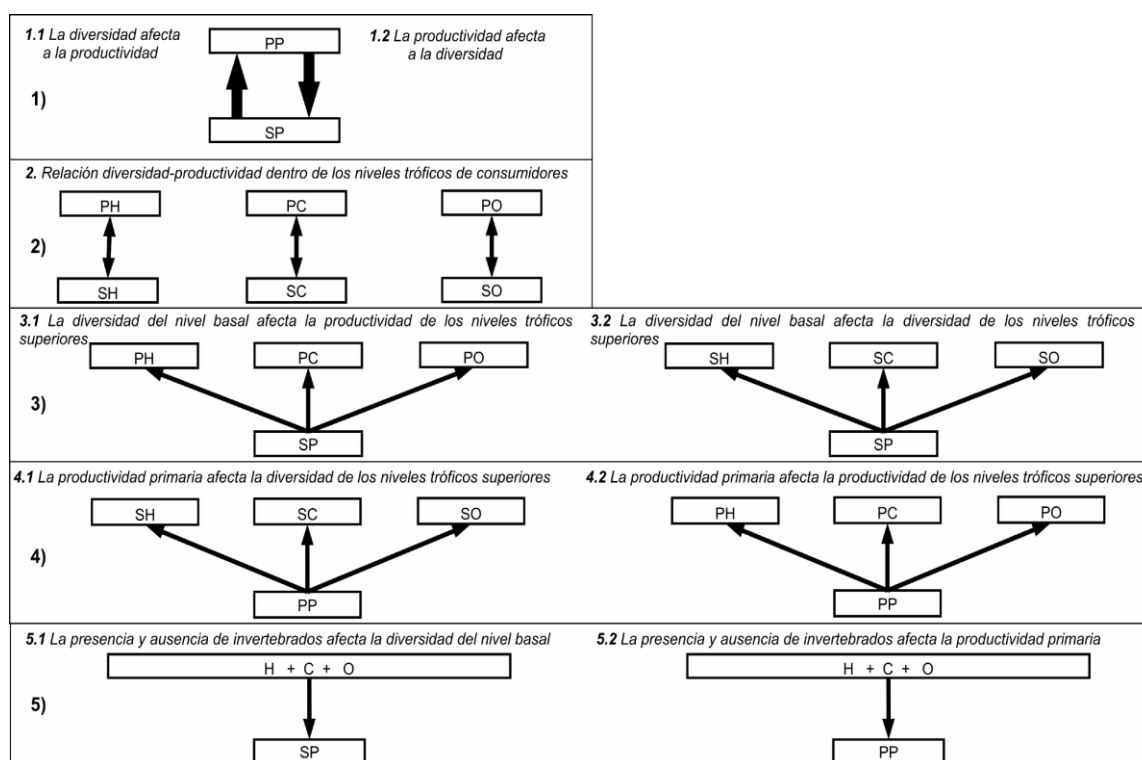


Figura 4.1. Diagrama de las relaciones analizadas en cada una de las cinco secciones del capítulo con sus respectivas sub secciones. Las cinco secciones son: 1) dentro del nivel trófico de plantas: efecto de la diversidad sobre la productividad y viceversa; 2) relaciones correlativas diversidad-productividad dentro de niveles tróficos de consumidores; 3) efecto de la diversidad de la comunidad vegetal sobre la diversidad y la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros; 4) efecto de la productividad primaria sobre la diversidad y productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros; 5) el efecto de la presencia y ausencia de los tres niveles tróficos de consumidores sobre la diversidad y productividad primaria. SP: diversidad de productores primarios; SH: diversidad de herbívoros; SC: diversidad de carnívoros; SO: diversidad de omnívoros; PP: productividad primaria; PH: productividad de herbívoros; PC: productividad de carnívoros; PO: productividad de omnívoros.

A continuación se detallarán las cinco secciones con el marco teórico para cada relación analizada, con la dirección causal que corresponda, hipótesis, predicciones y objetivos específicos asociados. Dada la falta de consenso en las relaciones analizadas, se enumeran en cada sección los principales mecanismos y patrones observados en la literatura y se toma de ellos el mecanismo más simple y esperable para formular una hipótesis y una predicción a poner a prueba. El stand en el que se llevó a cabo el experimento descrito en este capítulo corresponde a la comunidad vegetal B (Burkart *et al.* 1990), y está asociado a uno de los lagos someros temporales de la Pampa Deprimida utilizados en el capítulo anterior. Según Burkart *et al.* (1990) la comunidad B corresponde a suelos hidromórficos medianamente profundos ligados a áreas planas levemente más elevadas que las zonas inundables. Si bien según la descripción citada existirían variantes de la comunidad B, en esta tesis no se consideró esas variantes dado que en el paisaje no se encontró la dominancia de las especies que indicarían las

presencia de esas variantes según los autores citados.

4.1.2. Relación diversidad-productividad dentro de productores primarios

Numerosos trabajos experimentales observacionales y manipulativos han buscado un patrón general de la relación diversidad-productividad primaria para diferentes ecosistemas, escalas espaciales y heterogeneidad ambiental, pero no existe un consenso al respecto. Los meta-análisis de estos trabajos (p. ej. Cusens *et al.* 2012) no han resultado en patrones generales y han sido criticados por debilidades metodológicas (Strong 2010). Por otra parte, en ambos sentidos causales de la relación, los análisis teóricos han propuesto distintos mecanismos, muchas veces con predicciones opuestas entre estos, para poder explicar los patrones observados, por lo que tampoco existe un consenso sobre los mecanismos actuantes.

Un aspecto importante en la comprensión de la relación diversidad-productividad y sus mecanismos subyacentes es entender la dirección causal entre la diversidad y la productividad. Históricamente numerosos trabajos han analizado la relación entre la diversidad como variable dependiente y la productividad como independiente, mientras que otros lo han hecho en el sentido opuesto. A pesar del gran número de trabajos correlativos y experimentos manipulativos en una u otra dirección causal, en la actualidad existen pocas discusiones teóricas (Loreau *et al.* 2001, Schmid 2002, Gross y Cardinale 2007), escasos trabajos empíricos (ej: observacional con análisis de vías: Símová *et al.* 2012) y algunos trabajos con ambas aproximaciones, teórico y empírico (Cardinale *et al.* 2009, Cusens *et al.* 2012), que específicamente analizaron y discutieron sobre cuál es la dirección causal de la relación diversidad-productividad. Como declararon algunas revisiones, la discusión de la causalidad de la relación es un aspecto fundamental a cubrir (Waide *et al.* 1999, Mittelbach 2001, Hooper *et al.* 2005, Loreau 2010).

Como resultado de esto, existe gran controversia acerca de la causalidad de la relación diversidad-productividad dentro de productores primarios (ver: Cardinale *et al.* 2009, Loreau 2010). En comparación a los trabajos que analizan en un sentido causal o en otro, hay pocos trabajos que analicen conjuntamente ambas direcciones causales en un mismo experimento de condiciones controladas. En resumen, poco se sabe acerca de los efectos de la diversidad sobre la productividad primaria y de la productividad primaria sobre la diversidad, para un mismo ecosistema y con los mismos organismos, bajo las mismas condiciones ambientales e igual escala espacial y temporal y es en estos aspectos en los que está basada esta primera sección. En esta sección se detallarán los principales mecanismos dentro del nivel trófico basal propuestos para cada dirección causal: la diversidad afecta a la productividad y la productividad afecta a la diversidad. También se especificarán las hipótesis, predicciones y objetivos asociados a cada dirección causal y por último se detallarán brevemente los análisis respectivos.

4.1.2.1. La diversidad afecta a la productividad

En esta sección y en la siguiente (1.1 y 1.2) se detallarán los posibles mecanismos para la relación diversidad-productividad para productores primarios. Muchos fueron planteados en el capítulo anterior y están presentes aquí con mayor detalle en el proceso y sus efectos esperados. Debido a que los mecanismos son la base para las hipótesis propuestas se decidió explicarlos en este capítulo a pesar de que ya lo estén en el capítulo anterior.

Dentro del efecto que puede causar la diversidad de la comunidad vegetal sobre la productividad primaria, existen algunos mecanismos planteados, aunque con efectos contrapuestos. Por ejemplo, la *complementariedad* es el mecanismo más parsimonioso y postula que el aumento de la diversidad puede implicar un aumento de la productividad primaria debido a una mayor eficiencia de la comunidad en su conjunto en la utilización de los recursos. Sin embargo, el mismo patrón podría darse por otros mecanismos como la *facilitación* o el *efecto de muestreo* (generalizado como *selección de especies*). La *facilitación* postula que el aumento de la diversidad implicaría un aumento de la productividad primaria debido a que la presencia de ciertas especies promueve una mayor productividad del resto y genera por lo tanto una mayor eficiencia de la comunidad en la utilización de los recursos. En el caso de una relación positiva, el *efecto de muestreo* implica que frente a un aumento de la diversidad aumenta la probabilidad de que una especie altamente productiva sea incluida en el muestreo, mecanismo generalizado como *selección de especies de alta productividad*. Sin embargo, algunos modelos proponen una relación negativa donde la productividad disminuye ante un aumento de la diversidad. En este caso, el *efecto de muestreo* puede incluir especies con gran habilidad competitiva, lo que generaría un aumento de la competencia inter-específica con un remplazo de las especies presentes por especies con alta habilidad competitiva pero de baja productividad, por lo que la productividad disminuiría, mecanismo denominado *selección de especies de baja productividad* (algunos de los principales artículos que describieron estos mecanismos son: Tilman *et al.* 1997a, b, Loreau 2000, Loreau y Hector 2001, Lambers *et al.* 2004, una síntesis: Loreau 2010). Sin embargo, para que el ingreso de especies sea importante, la comunidad local debería estar inmersa en un sistema de parches locales muy conectados entre sí y a su vez dentro de una alta riqueza regional (tal como puntualizaron, mostraron y teorizaron: Chase y Ryberg 2004, Loreau 2001, Loreau 2010, Barton *et al.* 2013).

Hipótesis 1.1: Una menor diversidad de la comunidad vegetal disminuye el rango de atributos funcionales del nivel trófico que les posibilita utilizar los recursos y se usan menos eficientemente los recursos.

Predicción: Al disminuir la diversidad de la comunidad vegetal disminuye su

productividad.

Objetivo: Analizar el efecto de la disminución de la diversidad basal sobre la productividad primaria.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la diversidad de la comunidad vegetal sobre la productividad primaria?

Aproximación: Experimento donde se generan tres niveles de diversidad y se evalúan sus efectos sobre la productividad primaria mediante análisis de varianza. La **hipótesis 1.1** se evaluará con la productividad primaria final del experimento como variable respuesta. También se analizará el efecto de la productividad y la diversidad sobre la biomasa vegetal. Por último, se analizará la variación de la composición de especies, entre el inicio y el fin del experimento. Estos análisis complementarios implican una descripción más completa de los efectos de la diversidad sobre la productividad primaria, lo que nos permitiría discutir en un marco más general los resultados obtenidos.

4.1.2.2. *La productividad primaria afecta a la diversidad*

La diversidad vegetal puede aumentar de forma lineal y positiva con la disponibilidad de recursos y la productividad primaria. Esta relación positiva puede darse a escala regional, según postula la *hipótesis evolutiva y ecológica de la relación entre la riqueza de especies y la energía disponible* (Evans y Gaston 2005), como también a escala local por mecanismos bióticos de interacción entre los organismos, básicamente por complementariedad o facilitación. El mecanismo general más parsimonioso para ambas escalas espaciales radica en que una mayor energía disponible posibilita poblaciones más abundantes y viables, por lo que las especies raras o de baja abundancia llegan a superar la abundancia crítica necesaria para su viabilidad, lo cual genera comunidades más diversas. Srivastava y Lawton (1998) pusieron a prueba esta hipótesis en tiempos ecológicos y acuñaron el término: *hipótesis de más individuos*. Sin embargo, modelos teóricos y evidencias empíricas muestran respuestas de tipo unimodal negativo, con un pico de diversidad a productividades intermedias, donde ocurriría una alternancia de mecanismos, desde la *complementariedad* en la fase ascendente a la *competencia* con exclusión en la fase descendente (Wright *et al.* 1993, Bond y Chase 2002). Por otra parte, algunos desarrollos teóricos proponen que el patrón observado y los mecanismos subyacentes de la relación diversidad-productividad dependen del gradiente de productividad considerado y que los patrones unimodales negativos podrían ser un patrón general, resultante de la acumulación de patrones dependientes de la posición en el gradiente: relaciones positivas asociadas a baja productividad, ausencia de la relación en productividades intermedias y patrones negativos en alta productividad (un desarrollo teórico: Gross *et al.* 2000, un aproximación de análisis de vías: De Lafontaine y Houle 2007).

Hipótesis 1.2: Una menor energía disponible en productores primarios soporta un menor número de poblaciones viables dentro de su mismo nivel trófico.

Predicción: Al disminuir la productividad primaria disminuye la diversidad de la

comunidad vegetal.

Objetivo: Analizar el efecto de la disminución de la productividad primaria sobre la diversidad de la comunidad vegetal.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la productividad primaria sobre la diversidad de la comunidad vegetal?

Aproximación: Experimento donde se generan tres niveles de productividad y se evalúan sus efectos sobre la diversidad de la comunidad vegetal mediante análisis de varianza. La **hipótesis 1.2** se evaluará con la diversidad de la comunidad vegetal al final del experimento como variable respuesta. También se analizara cómo se ordenan las especies presentes entre los tratamientos al final del experimento, lo que podría darnos un indicio de los mecanismos subyacentes del efecto de la productividad primaria sobre la diversidad. De esta forma, la identidad individual de las especies o la identidad de los grupos formados naturalmente, junto con sus atributos particulares podrían ser los determinantes del efecto de la productividad sobre la diversidad.

4.1.3. Relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de consumidores

La relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos u horizontal, como la definieron Duffy *et al.* (2007), ha sido fuertemente estudiada en productores primarios (algunas revisiones que lo ejemplificaron: Waide *et al.* 1999, Tilman 2000, Mittelbach 2001, Cardinale *et al.* 2009, Cusens *et al.* 2012). En cambio, son escasos los trabajos que analizan la relación dentro de los niveles tróficos de consumidores: herbívoros, omnívoros y carnívoros (así lo puntualizaron Duffy *et al.* 2007 y Cusens *et al.* 2012). Existen algunos trabajos recientes que se aproximan al análisis diversidad-productividad horizontal pero sin mucho detalle en la función trófica dentro de los consumidores (por ejemplo: Borer *et al.* 2012). En los últimos años han surgido meta-análisis que utilizan la información de un gran número de los trabajos publicados y buscan patrones generales de diversidad-productividad para consumidores en general (invertebrados y vertebrados: Mittelbach 2001, Cusens *et al.* 2012) pero sin llegar a analizarlo para cada nivel trófico por separado. En cambio, los trabajos que analizan la relación diversidad-productividad disgregando la caja de consumidores en herbívoros y carnívoros están centrados en las relaciones de tipo vertical (ascendentes y descendentes) y analizan las variaciones de la diversidad y productividad de un recurso y su relación con la variación de la diversidad y productividad de sus consumidores. Debido a esto, hay pocos estudios que analizan los mecanismos causales de los patrones encontrados, un aspecto que tampoco será abordado por este capítulo y que representa un vacío en el conocimiento. La mayoría de los mecanismos han sido propuestos originalmente para productores primarios y luego extrapolados a consumidores (Symstad *et al.* 2000, Cardinale *et al.* 2009, Borer *et al.* 2005, Borer *et al.* 2012). Los mecanismos más simples y esperables propuestos para cada dirección causal y su patrón esperado son: el efecto positivo de la diversidad sobre la productividad sería el resultado de la acción de los mecanismos de *complementariedad* y *facilitación* en la utilización de los recursos,

mientras que efectos positivos y negativos pueden ser causados por el *efecto de muestro y la selección de especies de alta o de baja productividad*. En la dirección causal opuesta el efecto positivo de la productividad sobre la diversidad sería causado por el aumento de la energía disponible. Contrariamente, la disminución de la disponibilidad de energía llevaría a una disminución de la diversidad.

Hipótesis 2: En un sentido causal, una mayor diversidad de un nivel trófico aumenta el rango de atributos funcionales del nivel trófico que les posibilita utilizar los recursos y se usan más eficientemente los recursos lo que genera un aumento de su productividad. En el otro sentido causal, una mayor productividad aumenta la cantidad de energía disponible lo que provoca un aumento de la diversidad del nivel trófico.

Predicción: La diversidad y la productividad de un nivel trófico aumentan de forma conjunta.

Objetivo: Analizar la relación correlativa diversidad-productividad dentro de omnívoros, carnívoros y herbívoros.

Pregunta: ¿Cómo es la relación entre la diversidad y la productividad dentro de cada nivel trófico de consumidores, omnívoros, carnívoros y herbívoros?

Aproximación: Se utilizará el experimento donde se generan tres niveles de productividad y tres de diversidad en presencia de la red trófica de invertebrados. La **hipótesis 2** se evaluará mediante un análisis de regresión entre la diversidad y la productividad de cada nivel trófico de consumidores. Si bien se proponen mecanismos plausibles, no se generarán gradientes de diversidad y productividad de consumidores, como sí se realizó para productores primarios. Por lo tanto, los análisis de esta sección serán correlativos y solamente responderán a la asociación entre las variables analizadas sin ser un análisis de los efectos causales entre ellas. Para esto se analizará la **hipótesis 2** con un mecanismo subyacente para cada dirección causal de la relación diversidad-productividad con una predicción correlativa y un objetivo asociado.

4.1.4. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores

4.1.4.1. La diversidad del nivel basal afecta la productividad de los niveles superiores

Para este efecto, coexisten en la literatura dos hipótesis bien fundamentadas, pero contrapuestas en sus predicciones: *dilución de recursos* y *dieta balanceada*. Ambas hipótesis son plausibles de actuar entre distintos niveles tróficos que tengan una relación de consumo entre ellos y sus efectos pueden propagarse a lo largo de la red trófica. La hipótesis de *dilución de recursos* predice que un aumento de la diversidad del recurso disminuye la productividad de sus consumidores debido a la incapacidad de los consumidores de utilizar nuevas especies del recurso (Ostfeld y LoGiudice 2003, Keesing *et al.* 2006). Contrariamente, detrás del patrón positivo mayormente observado

la hipótesis más simple y esperable es la hipótesis de *dieta balanceada* la cual propone que una alta diversidad del recurso aumenta el rango nutricional posible de ser utilizado, lo que genera un balance favorable de los requerimientos del consumidor, dando lugar a una mayor productividad de consumidores (DeMott 1998). Esta discrepancia entre las hipótesis podría explicarse por la posición trófica de las especies involucradas y por la diversidad inicial de consumidores en el sistema. La hipótesis de *dieta balanceada* es más importante en el caso de consumidores herbívoros y omnívoros en donde las distintas especies presa pueden presentar una amplia variedad en la calidad del recurso. No obstante, en el caso de los carnívoros, donde la calidad del recurso es más similar entre presas (Sturner y Elser 2002) este proceso no sería tan importante (Arim *et al.* 2010) y por lo tanto se vería afectada la transmisión de la energía hacia los carnívoros.

Además, el nivel inicial de diversidad de consumidores herbívoros y omnívoros, podría determinar si la diversidad de recursos del nivel basal da lugar a una reducción o un aumento de la transferencia energética hacia niveles superiores de la red (carnívoros) y aumentar así la productividad de esos niveles. Si la diversidad inicial de consumidores herbívoros y omnívoros, es baja y la biomasa de los recursos del nivel basal es constante, al aumentar la diversidad de recursos la biomasa de los recursos del nivel basal (energía disponible) se distribuiría entre más especies (*dilución de recursos*). A su vez, es probable que muchas de las especies del recurso no sean palatables, hipótesis de *variación de palatabilidad* (Leibold 1989, Duffy 2002, Hillebrand y Shurin 2005) y por lo tanto no puedan ser consumidas. Esto daría lugar a un aumento de su abundancia relativa y a un efecto de *dilución de la energía* contenida en el nivel trófico basal. Entonces, la energía que ahora puede ser transferida al nivel superior podría ser menor a la contenida en la condición inicial. En cambio, si la diversidad de consumidores es alta, éstos podrían consumir las nuevas especies presentes y al concentrarse cada consumidor en un rango acotado de presas (consumo específico) serían más eficientes en su consumo y aumentaría la transferencia de energía entre niveles tróficos y la productividad de los consumidores en su totalidad (Arim *et al.* 2010). Por último, la *hipótesis de enemigos*, propone que los ensambles de depredadores son más abundantes en comunidades vegetales diversas, independientemente del efecto que esa diversidad vegetal tiene y en consecuencia tendrían mayores efectos de consumo sobre los herbívoros (Root 1973, hipótesis sintetizada en Duffy *et al.* 2007).

Hipótesis 3.1: La disminución de la diversidad de la comunidad vegetal genera una disminución del espectro nutricional para los consumidores los cuales disminuyen su productividad. Estos efectos pueden extenderse hacia niveles superiores de la red trófica.

Predicción: A menor diversidad de la comunidad vegetal menor es la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Objetivo: Analizar el efecto de la disminución de la diversidad basal sobre la productividad de los niveles tróficos de omnívoros, carnívoros y herbívoros.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la disminución de la diversidad de la comunidad vegetal sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros?

Aproximación: Experimento donde se generan tres niveles de diversidad de la

comunidad vegetal y se evalúan sus efectos sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros mediante análisis de varianza. La hipótesis 3.1 se evaluará con la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros como variable de respuesta.

4.1.4.2. *La diversidad del nivel basal afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores*

La diversidad de productores primarios podría tener efectos positivos sobre la diversidad de herbívoros y este efecto trasladarse hacia carnívoros y omnívoros, como mostraron Scherber *et al.* (2010) bajo condiciones experimentales controladas. De manera similar, como sintetizaron Duffy *et al.* (2007), el aumento de la diversidad de productores primarios podría aumentar la diversidad de herbívoros especialistas y si los carnívoros son especialistas el aumento de la diversidad de herbívoros generaría un aumento de la diversidad de carnívoros. Sin embargo, Aquilino *et al.* (2005) mostraron en un experimento de mesocosmos que el aumento de la diversidad de la comunidad vegetal reduce linealmente la tasa de consumo sobre herbívoros, probablemente por proveer refugio anti-depredación para los herbívoros, por lo que el aumento de la diversidad de herbívoros no tendría un efecto positivo sobre carnívoros. Dado el trabajo de Scherber *et al.* (2010) y Duffy *et al.* (2007) se puede pensar que si bien no existe un consenso general (como mostraron Aquilino *et al.* 2005) acerca de los efectos de diversidad basal sobre los niveles tróficos superiores, la complementariedad en la utilización de los recursos sería el mecanismo más simple y esperado.

Hipótesis 3.2: Una menor diversidad de la comunidad vegetal disminuye el espectro de recursos disponibles para los herbívoros, cuya diversidad se reduce en consecuencia debido a la falta de complementariedad en la utilización de sus recursos. Este efecto se puede trasladar en igual sentido hacia omnívoros y carnívoros.

Predicción: A menor diversidad del nivel trófico basal, menor es la diversidad de niveles tróficos superiores.

Objetivo: Analizar el efecto de la diversidad de productores primarios sobre la diversidad específica de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la diversidad de la comunidad vegetal sobre la diversidad de herbívoros, carnívoros y omnívoros?

Aproximación: Experimento donde se generan tres niveles de productividad primaria y se evalúan sus efectos sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros mediante análisis de varianza. La **hipótesis 3.2** se evaluará con la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros como variable de respuesta.

4.1.5. La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de niveles tróficos superiores

4.1.5.1. La productividad primaria afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores

Coexisten en la literatura dos hipótesis principales sobre el efecto de la productividad primaria sobre la diversidad de niveles tróficos superiores: *disponibilidad de energía* y *dilución de recursos*. La *hipótesis de disponibilidad de energía* propone que un aumento de la energía basal del sistema (productividad primaria) transfiere más energía disponible a lo largo de toda la red. Este fenómeno permitiría redes tróficas más complejas (aumento en el número de conexiones) y largas (aumento en el número de niveles tróficos), poblaciones más grandes, por lo que aparecen en el muestreo las especies raras (de baja abundancia) y por lo tanto, comunidades con mayor riqueza de especies (Hurlbert 2004, Cardinale *et al.* 2009). Este patrón ha sido observado en condiciones experimentales manteniendo la diversidad vegetal constante (Wimp *et al.* 2010). Contrariamente, efectos de la *hipótesis de dilución de la energía* a lo largo de la red trófica podrían estar dados por una baja eficiencia trófica de consumidores a tal punto que, frente a cambios de la productividad primaria (energía basal) los niveles superiores de la red no modificarían su diversidad (Elton 1927, Lindeman 1942, Hutchinson 1959, Schoener 1989, Arim *et al.* 2007a). Por otra parte, la omnivoría podría suprimir o aumentar efectos de cascada. A pesar de que los efectos de la presencia de la omnivoría son aún objeto de controversia, se ha mostrado que la omnivoría es una característica frecuente en la naturaleza y por lo tanto de suma importancia (Arim y Marquet 2004, Williams y Martínez 2000).

Hipótesis 4.1: Si se reduce la energía producida por el nivel trófico basal llegará menos energía al resto de la red, la cual soportará un menor número de poblaciones

Predicción: La disminución de la productividad primaria disminuye la diversidad específica de niveles superiores de la red trófica.

Objetivo: Analizar el efecto de la disminución de la productividad primaria sobre la diversidad específica de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la productividad primaria sobre la diversidad de niveles tróficos superiores, en una red trófica compuesta por productores primarios, herbívoros, carnívoros y omnívoros?

Aproximación: Experimento donde se generan tres niveles de productividad primaria y se evalúan sus efectos sobre la diversidad de herbívoros, carnívoros y omnívoros mediante análisis de varianza. La **hipótesis 4.1** se evaluará con la diversidad de herbívoros, carnívoros y omnívoros como variable de respuesta.

4.1.5.2. *La productividad primaria afecta la productividad de niveles tróficos superiores*

De acuerdo con la *hipótesis de disponibilidad de energía*, un aumento de la productividad primaria puede implicar una mayor energía disponible para los herbívoros, quienes aumentarían su productividad, efecto detallado por Oksanen y Oksanen (2000). Por consiguiente, el escalamiento de la energía permitiría un aumento de la productividad de carnívoros (Oksanen y Oksanen 2000). No obstante, la eficiencia con la que se transmite y se asimila la energía entre niveles tróficos podría ser un determinante clave del escalamiento de la energía y por tanto de la productividad de los niveles tróficos de consumidores (Oksanen y Oksanen 2000, Finke y Denno 2005). Por otra parte, características comportamentales de la interacción depredador-presa podrían suprimir los efectos positivos de escalamiento de la energía (como sugirieron: Schmitz 2003, Finke y Denno 2004, Schmitz 2008 y sintetizaron: Duffy *et al.* 2007).

Hipótesis 4.2: Al disminuir la productividad de un recurso disminuye la energía captada por sus consumidores y disminuye su productividad, lo cual da lugar a una cascada ascendente de disminución de energía y productividad de los niveles tróficos a lo largo de la red.

Predicción: A menor productividad primaria menor es la productividad de niveles tróficos superiores.

Objetivo: Analizar el efecto de la disminución de la productividad primaria sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la productividad primaria sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros?

Aproximación: Experimento donde se generan tres niveles de productividad primaria y se evalúan sus efectos sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros mediante análisis de varianza. La **hipótesis 4.2** se evaluará con la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros como variable de respuesta.

4.1.6. **La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria**

4.1.6.1. *La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad del nivel basal*

El mecanismo más simple y esperable indica que una mayor productividad de depredadores, usualmente asociada a una mayor abundancia, reduciría la diversidad del nivel inmediato inferior por mayores tasas de consumo y eliminaría así a las especies con menor abundancia. En redes tróficas con carnívoros, este efecto podría transmitirse

desde carnívoros hacia niveles inferiores de la red con la consecuente disminución de la diversidad de herbívoros y con un efecto positivo de liberación de la presión de consumo sobre productores primarios, los cuales podrían aumentar su diversidad específica (mecanismo sintetizado en Duffy *et al.* 2007). Sin embargo, efectos positivos y negativos sobre la diversidad de niveles adyacentes y no adyacentes de la red trófica podrían ocurrir. Por un lado, mecanismos mediados por la presencia de depredación intra-gremio (un tipo particular de omnivoría) podrían tener efectos positivos sobre la diversidad de herbívoros, por liberación de la presión de depredación y un efecto en cascada negativo e indirecto sobre la diversidad de productores primarios. Por otro lado, una gran productividad de carnívoros en presencia de omnivoría podría tener efectos directos negativos de consumo sobre la diversidad de productores primarios. Consecuentemente, el efecto de las cascadas descendentes podría ser variable entre redes tróficas con distintos números de niveles tróficos y a su vez podría ser dependiente del nivel de energía disponible en el recurso (Arim *et al.* 2007b). Dada la complejidad de las interacciones multitróficas y sus efectos sobre la diversidad de productores primarios, se analizará el efecto de la presencia y ausencia de la totalidad de los invertebrados sobre la diversidad de productores primarios.

Hipótesis 5.1: La ausencia de invertebrados relaja la presión de consumo sobre las plantas y genera un aumento de la diversidad de productores primarios.

Predicción: En ausencia de invertebrados aumenta la diversidad de productores primarios.

Objetivo: Analizar el efecto de la presencia y ausencia de invertebrados sobre la diversidad de productores primarios.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la presencia y ausencia de invertebrados sobre la diversidad de la comunidad vegetal, en una red trófica compuesta por productores primarios, herbívoros, carnívoros y omnívoros?

Aproximación: Experimento donde se generan dos niveles de invertebrados y se evalúa el efecto de la presencia y ausencia de invertebrados sobre la diversidad de la comunidad vegetal mediante análisis de varianza. La **hipótesis 5.1** se evaluará con la diversidad de la comunidad vegetal como variable de respuesta.

4.1.6.2. *La presencia y ausencia de invertebrados afecta la productividad primaria*

Según conceptualizaron Oksanen y Oksanen (2000) y más tarde sintetizaron Duffy *et al.* (2007), el aumento de la productividad de depredadores puede disminuir la productividad de las presas, por aumento de la presión de depredación. Este efecto se puede propagar en la red trófica con un resultado indirecto positivo sobre la productividad primaria por la liberación de presión del consumo de los herbívoros sobre las plantas. Con similar efecto, la disminución de la productividad de herbívoros podría significar una liberación de la presión de herbivoría y aumentar la productividad primaria. Sin embargo, al igual que en otras cascadas mencionadas con anterioridad, el efecto sobre los productores primarios puede verse atenuado o suprimido mediante

cambios en el comportamiento trófico de las especies. La presencia de omnivoría, depredación intra-gremio y aumento de competencia entre productores primarios podría determinar efectos de cascada descendentes atenuados, suprimidos o incluso efectos negativos directos sobre productores primarios. Estos efectos han sido sugeridos a partir de resultados experimentales (Finke y Denno 2005, Schmitz 2008), meta-análisis (Halaj y Wise 2001) y análisis críticos y exhaustivos de bases de datos (Arim y Marquet 2004). Dada la complejidad de las interacciones multitróficas y sus efectos sobre la productividad primaria, se analizará el efecto de la presencia y ausencia de la totalidad de los invertebrados sobre la productividad primaria.

Hipótesis 5.2: La ausencia de invertebrados relaja la presión de consumo sobre las plantas y genera un aumento de la productividad primaria.

Predicción: En ausencia de invertebrados la productividad primaria es mayor.

Objetivo: Analizar el efecto de la presencia y la ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria.

Pregunta: ¿Cómo es el efecto de la presencia y la ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria, en una red trófica compuesta por productores primarios, herbívoros, carnívoros y omnívoros?

Aproximación: Experimento donde se generan dos niveles de invertebrados y se evalúa el efecto de la presencia y la ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria mediante análisis de varianza. La **hipótesis 5.2** se evaluará con la productividad primaria al final del experimento como variable de respuesta.

4.2. Materiales y Métodos

4.2.1. Características del experimento

El experimento se realizó en un pastizal en la periferia de un lago somero temporal. Este pastizal fue identificado como perteneciente a la Comunidad B de la Pampa Deprimida, Provincia de Buenos Aires, Argentina (clasificación de acuerdo a los pastizales descritos por Burkart *et al.* 1990). La identificación de especies vegetales estuvo basada en los trabajos de Burkart *et al.* 1990, Lombardo 1982, 1983 y 1984. Mediante alambrado eléctrico se hizo una exclusión de ganado de forma rectangular y 1000 m² de superficie. Dentro de la exclusión se delimitaron 220 unidades experimentales de 0.5 m², pasillos para transitar y un borde perimetral de 2 m. De las 220 unidades experimentales se utilizaron 90 seleccionadas al azar. El diseño fue factorial completamente aleatorizado con tres factores: 1) diversidad de la comunidad vegetal (de aquí en adelante *diversidad inicial*) con tres niveles: *Alta*, *Media* y *Baja*; 2) productividad primaria (*productividad primaria inicial*) con tres niveles *Alta*, *Media* y *Baja*; 3) *presencia-ausencia de*

invertebrados con dos niveles (*Con y Sin invertebrados*). La combinación de los factores y niveles dio lugar a 18 tratamientos. Cada tratamiento tuvo 5 réplicas, con un total de 90 unidades experimentales. El experimento abarcó una estación de crecimiento y se extendió desde diciembre de 2010 hasta marzo de 2011.

Previo a la aplicación de los tratamientos se realizó un censo fitosociológico de las 90 unidades experimentales seleccionadas y se identificó a la unidad experimental con menor riqueza de especies con diecisiete especies. Basados en ese valor mínimo de riqueza se establecieron los niveles del factor diversidad. El tratamiento de *diversidad inicial* se generó disminuyendo la riqueza y la equitatividad de la comunidad vegetal mediante remoción manual de cada individuo de ciertas especies. Se sacaron los individuos enteros o con la mayor proporción de las estructuras de reserva y raíces, todo esto con el menor disturbio del suelo posible. El tratamiento *Alta diversidad inicial* estuvo conformado por las diecisiete especies de mayor cobertura del suelo de la unidad experimental sorteada, el de *Media diversidad inicial* contuvo las ocho especies de mayor cobertura y el de *Baja diversidad inicial* las cuatro especies de mayor cobertura de la unidad experimental sorteada. En caso de que dos o más especies de una misma unidad experimental coincidieran en su porcentaje de cobertura se eligió una de ellas al azar. De esta forma se logró en el mismo sentido de disminución de la riqueza un gradiente sintético de tres niveles de disminución de la equitatividad mediante la remoción manual de individuos de las especies sorteadas y por lo tanto los niveles de *Alta, Media y Baja diversidad* son niveles simultáneos de riqueza y equitatividad.

Este procedimiento de remoción para lograr los niveles del factor *diversidad inicial* podía dar lugar a efectos confundidos debidos a una asociación entre cobertura y *diversidad inicial* ya que los tratamientos de menor *diversidad inicial* habrían tenido menor cobertura (Symstad y Tilman 2001). Por lo tanto, se igualó experimentalmente la cobertura vegetal de las unidades experimentales sin modificar la diversidad. Una vez aplicados los tratamientos de *diversidad inicial* se estimó la cobertura vegetal de cada unidad experimental por intervalos de 5%. La mínima cobertura vegetal de las unidades experimentales estuvo dada por el tratamiento *Baja diversidad inicial*, el que sufrió la mayor intensidad de remoción de especies y llegó al 75% de cobertura vegetal. Por lo tanto, mediante defoliación aleatoria, se llevó a todas las unidades experimentales a un 75% de cobertura vegetal. Se colocó una grilla metálica del tamaño de la unidad experimental con 64 celdas internas y se eligieron celdas al azar para generar el 25% de suelo desnudo. La remoción de la cobertura vegetal de las celdas elegidas se realizó mediante tijeras manuales cortando el follaje hasta dejar el suelo desnudo, pero sin remover individuos para no alterar la riqueza de especies vegetales. Dado que en el nivel de *Alta diversidad inicial* algunas especies estaban representadas por un solo individuo, en la generación de suelo desnudo se podría haber perdido ese individuo. De todas formas, las unidades experimentales de alta diversidad siempre estuvieron muy por encima de las 8 especies requeridas para estar en la categoría inferior (*Media diversidad inicial*). Este problema no existió en los niveles de *Media y Baja diversidad* dado que las especies estaban mejor representadas en las unidades experimentales.

El Índice Verde Normalizado (IVN) fue utilizado como estimador de la

productividad primaria aérea. Por lo tanto, para establecer los tres niveles del factor *productividad primaria inicial*, se defoliaron las unidades experimentales de tal manera que alcanzaran valores de IVN altos, medios y bajos. Para ello se tomó la unidad experimental con menor IVN como referencia para definir los niveles de *productividad primaria inicial*. De esta forma, los otros dos niveles fueron inferiores a este IVN de referencia. La reducción de IVN se logró mediante cortes verticales graduales de la biomasa vegetal desde arriba hacia abajo sin modificar la riqueza. Primero se cortó la biomasa de las unidades experimentales hasta llegar al IVN de la unidad experimental de referencia y luego se ajustó cada unidad experimental al IVN asignado que le correspondía según el sorteo de los tratamientos. El IVN para cada nivel del factor *productividad primaria inicial* fue: *Alta productividad primaria inicial*, IVN mayor a 0,4 (media=0,49, desvío estándar=0,048); *Media productividad primaria inicial*, IVN mayor a 0,3 y menor a 0,4 (media=0,35, desvío estándar=0,02) y *Baja productividad primaria inicial*, IVN menor a 0,3 (media=0,26, desvío estándar=0,017). Hay que tener en cuenta que, si bien los tratamientos generados con el IVN son una buena aproximación a la productividad o energía disponible para los niveles tróficos de consumidores, para el nivel trófico basal este gradiente de productividad podría ser considerado como un gradiente de disturbio. De ser así el gradiente de disturbio estaría dado por el grado de remoción de biomasa para llegar al IVN deseado. Por lo tanto *Alta*, *Media* y *Baja productividad primaria inicial* se corresponderían a *Bajo*, *Medio* y *Alto disturbio* respectivamente.

Por último, los dos niveles del factor *presencia-ausencia de invertebrados* se lograron mediante la aplicación de insecticida. A la mitad de las unidades experimentales, elegidas al azar, se les aplicó el insecticida de contacto de amplio espectro Cipermetrina (Mamboretá Z) a punto de goteo con el que se generó el nivel *Sin Invertebrados*, mientras que a la otra mitad de unidades experimentales se las dejó libres de ser colonizadas y así se generó el nivel *Con Invertebrados*. La Cipermetrina afecta los invertebrados aéreos y terrestres que tienen contacto con las plantas, mientras que los invertebrados hipogeos no se verían afectados. La Cipermetrina se aplicó cada 15 días desde el inicio del experimento hasta su fin.

Las variables de respuesta fueron medidas en marzo 2011 y difirieron según el nivel trófico. Para el nivel trófico basal, se determinó la riqueza y composición de especies vegetales y la productividad mediante el IVN. Para los niveles tróficos de consumidores las variables de respuesta fueron la riqueza y la abundancia de especies de carnívoros, omnívoros y herbívoros. En la sección siguiente se detallan los procedimientos específicos. Como variables ambientales se consideró el relieve topográfico de cada unidad experimental.

4.2.1.1. Mediciones de las variables

En noviembre de 2010, antes de aplicar los tratamientos, se determinó la composición florística y la cobertura foliar de cada especie en categorías de 5% según su proporción de cobertura aérea. A las especies que no alcanzaban el 5% se les adjudicó el 1% de

cobertura. Mediante la realización de una tabla fitosociológica, considerando la presencia y la abundancia de las 87 especies presentes en el total de la clausura, se determinó que la distribución espacial de las especies vegetales dentro de la clausura era homogénea y no había grupos de especies conformados y por lo tanto no existían razones para diseñar un experimento factorial con bloques para la composición florística.

Se estimó también el Índice Verde Normalizado (IVN) de las 90 unidades experimentales con un sensor de mano (Skye SpectroSense 2+, SKR 1850/SS2). Para esto, en cada unidad experimental se midió la radiación incidente y la reflejada por la canopia en las longitudes de banda del espectro electromagnético correspondientes al rojo e infrarrojo (570 y 900 nm). El sensor de mano fue colocado por encima de la canopia a 1.8 m del suelo para cubrir el área de las unidades experimentales (0.5 m²). Las mediciones se tomaron entre las 11 y las 14 horas para minimizar sesgos por el ángulo de la posición solar.

Al finalizar el experimento, se realizaron varias determinaciones. Se repitieron las mediciones de composición florística e IVN. La biomasa vegetal verde y muerta, se cosechó mediante cortes al ras del suelo, fue secada en horno a 70°C durante 72 horas y luego pesada. Las unidades experimentales tratadas con Cipermetrina, correspondientes al tratamiento *Sin invertebrados*, fueron revisadas visualmente en busca de actividad pero solo se encontraron individuos muertos. Se cosechó la comunidad de invertebrados presentes sobre el suelo y el follaje en las unidades experimentales del tratamiento *Con invertebrados* mediante una aspiradora de mano y conservados en alcohol al 70% para su posterior identificación en laboratorio (Sutherland 2006). En el laboratorio se limpiaron las muestras bajo agua y se las pasó por dos tamices de manera secuencial, el primero con una malla de 9 mm² de abertura y el segundo tamiz de 0.5 mm² de abertura. La riqueza y abundancia de los invertebrados se estimó a partir de ambos tamices. Todos los individuos del primer tamiz fueron identificados y contabilizados. De la muestra retenida en el segundo tamiz (media=31,2 g, desvío estándar=10,9 g), se tomó una submuestra (media=4,4 g, desvío estándar=0,47 g), la cual fue posteriormente limpiada manualmente bajo lupa y cada individuo fue separado e identificado. La abundancia de individuos de cada submuestra fue extrapolada a la muestra original a partir de los pesos de la muestra y la submuestra. En cambio, la riqueza de especies de invertebrados fue estimada para cada submuestra y no se realizó extrapolación a la muestra original. La identificación de invertebrados llegó al nivel de género o especie en algunos casos, pero en todos los casos se llegó al concepto de morfoespecie sobre la base de caracteres morfológicos, asociados a la diferenciación taxonómica de especies. A cada morfoespecie se le asignó una función trófica (herbívoro, omnívoro o carnívoro) y se contabilizaron sus abundancias en cada unidad experimental. La identificación, clasificación y recuento de los invertebrados fue realizado por la Ing. Agr. Ana Maria Folcia (folcia@agro.uba.ar) del laboratorio de Zoología de la Facultad de Agronomía, UBA, Bs.As. Se identificaron un total de 1711 individuos: 797 herbívoros, 784 omnívoros y 130 carnívoros. Los 1711 individuos pertenecieron a 99 especies o morfoespecies en total, de las cuales 67 especies o morfoespecies eran herbívoros, 7 omnívoros y 28 carnívoros.

La topografía fue caracterizada con una estación total (TPS1100, Leica Geosystems) al comenzar el experimento mediante la medición de la altura promedio relativa de la unidad experimental (de aquí en adelante: altura media) y el desvío estándar de la altura de cada unidad experimental (de aquí en adelante: heterogeneidad). Desde un punto fijo se midió en 5 lugares en cada unidad experimental (una medición en cada esquina y una en el centro de unidad experimental), logrando la altura topográfica de cada unidad experimental, siempre relativa al punto fijo. Con esas 5 mediciones se calculó la altura promedio y la heterogeneidad (desvío estándar) de cada unidad experimental.

4.2.1.2. Análisis estadístico

Se realizaron dos tipos de análisis uno en busca de relaciones causales y otro en busca de patrones de correlación. El análisis de las relaciones causales se utilizó para las **hipótesis 1.1, 3.1, 3.2, 4.1, 4.2, 5.1 y 5.2**. Para estas hipótesis se realizaron análisis de varianza definidos por los tratamientos resultantes de la combinación de los niveles de los factores del experimento, *diversidad inicial*, *productividad primaria inicial* y *presencia-ausencia de invertebrados*. La variable de respuesta que evaluó a la diversidad fue la riqueza de especies de cada nivel trófico, la que evaluó la productividad primaria fue el IVN y la que evaluó la productividad de los niveles tróficos de consumidores fue la abundancia de individuos de cada nivel.

El análisis correlativo se utilizó para la **hipótesis 2**. Se realizó un análisis de correlación entre la abundancia (como aproximación de la productividad) y la diversidad de herbívoros, carnívoros y omnívoros. Dado que en consumidores no se generó un gradiente de diversidad y abundancia de omnívoros, carnívoros y herbívoros, se ajustó la hipótesis a relaciones correlativas de gradientes naturales. Por consiguiente, estos resultados están basados en análisis de regresión para las 45 unidades experimentales correspondientes a los tratamientos *Con invertebrados*.

Tanto para los análisis de causalidad como para los de correlación, se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM). Los GLM permiten considerar la familia de distribución de los errores de cada variable de respuesta así como la sobre o sub-dispersión de los datos, además de la condición de categórica o continua de las variables predictoras. Es importante aclarar que en los resultados donde hubo claras tendencias que no fueron significativas, fue la consideración de la sobre dispersión de los datos lo que borró las significancia de las tendencias. En todos los análisis se evaluó el efecto de las variables ambientales (altura media y heterogeneidad de las unidades experimentales) sobre la relaciones analizadas. Sin embargo, en ningún análisis las variables ambientales fueron significativas ($p > 0.05$), por lo que no se muestran en cada sección de los Resultados. Para todo los análisis causales se muestran: los análisis de varianza entre medias de los factores con el estadístico F asociado, calculado a partir de mínimos cuadrados y para las comparaciones entre niveles de los factores se muestra el estadístico t, calculado por máxima verosimilitud (McCullagh y Nelder 1989, Crawley

2007).

De forma complementaria, se analizó la composición de especies de los tratamientos y la variación temporal de las unidades experimentales entre el inicio y el fin del experimento. La composición de especies de los tratamientos se analizó mediante una tabla fitosociológica basada en la presencia y abundancia de las especies (Braun-Blanquet 1932). Para esto se utilizó un Análisis de Correspondencia (AC) y un posterior ordenamiento de las especies y sitios en función de sus scores en el AC (Legendre y Legendre 2003). La variación de la composición de especies de las unidades experimentales entre el inicio y el fin del experimento se analizó mediante una medida de disimilitud denominada Beta diversidad de Sorensen (β_{sor}). En recientes investigaciones, Baselga (2010, 2012) propuso un desglose de la Beta diversidad de Sorensen (β_{sor}) en dos atributos del cambio florístico, denominados Recambio y Anidamiento, estimados por los índices de disimilitud Beta diversidad de Simpson o Beta recambio (β_{sim}) y Beta anidamiento (β_{sne}) respectivamente. En estos trabajos Baselga mostró que β_{sor} está compuesto por la adición de estos dos componentes de cambio β_{sim} y β_{sne} , es decir $\beta_{sor} = \beta_{sim} + \beta_{sne}$. Estas medidas de disimilitud, β_{sor} , β_{sim} y β_{sne} están basadas en matrices comunitarias de presencia y ausencia de las especies en cada uno de los tratamientos y fueron utilizadas en análisis complementarios para poder avanzar en la búsqueda de mecanismos. Para estos análisis se utilizaron dos matrices de presencia-ausencia de las especies en cada unidad experimental, esto es: dos matrices generadas a partir de la composición de especies de las 90 unidades experimentales, una al inicio del experimento y otra al final. Considerando ambas matrices de presencia-ausencia de las 90 unidades experimentales se calcularon los índices β_{sor} , β_{sim} y β_{sne} para cada unidad experimental entre su composición de especies al inicio y al final del experimento. En primer lugar, β_{sor} indica la medida del cambio en la composición de las especies de cada unidad experimental entre el inicio y el final del experimento, lo que llamamos Beta diversidad de Sorensen para cada unidad experimental. En segundo lugar, β_{sim} indica cuánto del cambio en composición de especies de cada unidad experimental entre el inicio y el fin del experimento se debe a dos aspectos: al ingreso de especies nuevas en el experimento, es decir no presentes en ninguna de las 90 unidades experimentales al inicio pero sí al final del experimento y cuánto se debió a la extinción o desaparición de las especies que estaban en alguna de las 90 unidades experimentales al inicio del experimento. En tercer lugar, β_{sne} indica cuánto del cambio en composición de especies de cada unidad experimental, entre el inicio y el fin del experimento, se debe a la aparición o desaparición de especies que ya estaban presentes al inicio del experimento en alguna de las 90 unidades experimentales.

Todos los análisis se realizaron en el software R (R Development Core Team 2009) y sus paquetes asociados bestglm, bipartite, sciplot, effects y betapart (Fox 2003, Dormann *et al.* 2008, 2009, Dormann 2011, Morales 2011, McLeod y Xu 2011, Baselga *et al.* 2013).

4.3. Resultados

4.3.1. Relación diversidad-productividad dentro de productores primarios

4.3.1.1. La diversidad afecta a la productividad

Hipótesis 1.1: Una menor diversidad de la comunidad vegetal disminuye el rango de atributos funcionales del nivel trófico que les posibilita utilizar los recursos y se usan menos eficientemente los recursos.

Predicción: Al disminuir la diversidad de la comunidad vegetal disminuye su productividad.

Objetivo: analizar el efecto de la disminución de la diversidad basal sobre la productividad primaria.

El efecto de la *diversidad inicial* sobre la productividad final dependió de la *productividad primaria inicial* (interacción *diversidad inicial* versus *productividad primaria inicial*: $F_{(4,72)}=3,8$, $p=0,007$; *diversidad inicial* versus *presencia-ausencia de invertebrados*: $F_{(2,72)}=0,35$, $p=0,71$; triple interacción *diversidad inicial* versus *presencia-ausencia de invertebrados* versus *productividad primaria inicial*: $F_{(4,72)}=1,28$, $p=0,28$, Figura 4.2). La *diversidad inicial* no tuvo efecto sobre la productividad final a niveles de *Alta* y *Baja productividad primaria inicial* ($p>0,05$). En cambio, al contrario de lo propuesto por la hipótesis, en niveles intermedios de *productividad primaria inicial* la disminución de la *diversidad inicial* aumentó alrededor de un 10% la productividad primaria final con respecto al tratamiento referencia, *Alta diversidad inicial* (Figura 4.2). En síntesis, no se cumplió la predicción y al disminuir la *diversidad inicial* de la comunidad vegetal no disminuyó la productividad primaria (Figura 4.2).

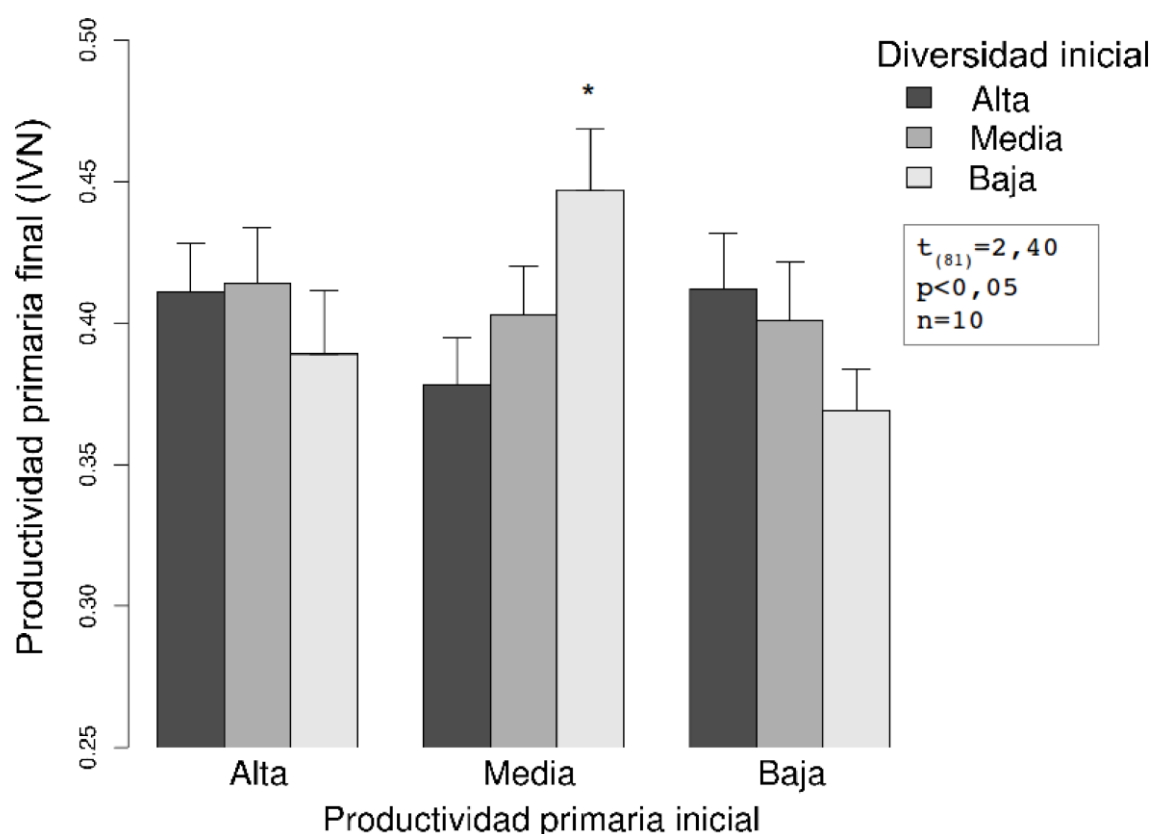


Figura 4.2. Efecto de la *diversidad inicial* sobre la productividad primaria final (IVN) a distintos niveles de *productividad primaria inicial*. En el gráfico se muestra: el tratamiento significativamente diferente (*) al tratamiento de *Media productividad primaria inicial* y *Alta diversidad inicial* con su estadístico de comparación (t) con sus grados de libertad asociados, el valor de significancia para la prueba (p), el número de réplicas por tratamiento (n). Las líneas sobre las barras representan al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del efecto del factor *presencia-ausencia de invertebrados*. Cada nivel del factor *diversidad inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Con* y *Sin invertebrados*.

Los tratamientos de manipulación de la productividad primaria inicial afectaron de la manera esperada a la acumulación de biomasa. La disminución de la *productividad primaria inicial* disminuyó la biomasa de la comunidad vegetal al final de la estación de crecimiento (Figura 4.3). En cambio, la biomasa no fue afectada por la *diversidad inicial* ($F_{(2,72)} = 0,55$, $p = 0,58$) ni por la *presencia-ausencia de invertebrados* ($F_{(1,72)} = 0,88$, $p = 0,35$). El efecto de la *productividad primaria inicial* sobre la biomasa no dependió de la *diversidad inicial* ($F_{(2,72)} = 1,76$ y $p = 0,15$) ni de la *presencia-ausencia de invertebrados* ($F_{(2,72)} = 1,05$ y $p = 0,35$) ni de la interacción con ambos factores ($F_{(4,72)} = 0,69$ y $p = 0,6$). Los tratamientos de *Media* y *Baja productividad primaria inicial* alcanzaron respectivamente una biomasa al final de la estación de crecimiento 17,5% y 30,2% inferior al nivel de referencia dado por el tratamiento *Alta productividad primaria inicial* (media de biomasa final: *Alta productividad primaria inicial* = 126 g, *Media productividad primaria inicial* = 104 g, *Baja productividad primaria inicial* = 88

g, Figura 4.3).

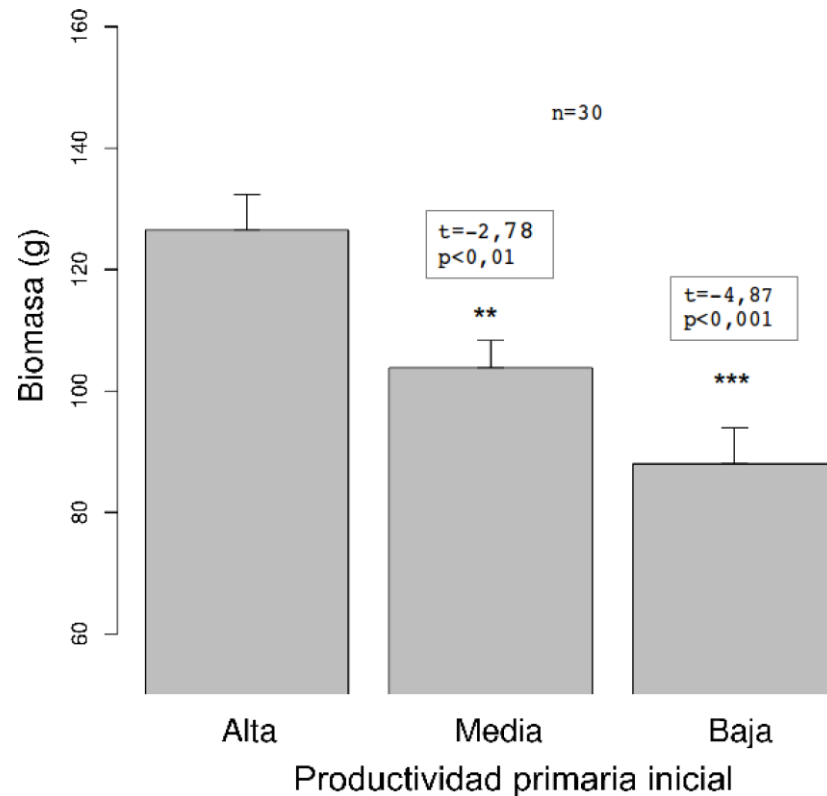


Figura 4.3. Efecto de la *productividad primaria inicial* sobre la biomasa (g) de la comunidad vegetal de marzo (gramos). Cada nivel del factor *productividad primaria inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* del factor *diversidad inicial* y los niveles *Con* y *Sin* del factor *presencia-ausencia de invertebrados*. Se muestra el número de réplicas por tratamiento de *productividad primaria inicial* (n), el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el nivel de significancia (p) para los tratamientos de *Media* y *Baja* *productividad primaria inicial*, significativamente distintos al tratamiento de *Alta* *productividad primaria inicial* (** p<0,01, *** p<0,001), las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del efecto de los factores *diversidad inicial* y *presencia-ausencia de invertebrados*.

A continuación se muestra el análisis del efecto de la diversidad inicial sobre la beta diversidad temporal de Sorensen (β_{sor}) y su desglose en recambio (β_{sim}) y anidamiento (β_{sne}) pero solamente para los tratamientos de *Media* *productividad primaria inicial* Figura 4.3. De esta manera se podrá discutir cual de los dos componentes de β_{sor} , (β_{sim} y β_{sne}), podría haber sido el causante del efecto de la diversidad sobre la productividad final observado en el nivel de *Media* *productividad primaria inicial* (Figura 4.2).

Como resultado general, dentro del nivel de *Media productividad primaria inicial*, la beta diversidad temporal de Sorensen (β_{sor}) fue similar para todos los niveles del factor *diversidad inicial* ($F_{(2,27)}=1,79$ y $p=0,19$, Figura 4.4a). Sin embargo, el aporte relativo del recambio y el anidamiento de las especies varió según la *diversidad inicial*. En los niveles de *Alta* y *Media diversidad inicial*, β_{sor} estuvo determinado en mayor medida por el recambio de especies (Figura 4.4b) y en menor medida por el anidamiento de especies (Figura 4.4c). En cambio, en el nivel de *Baja diversidad inicial* β_{sor} estuvo determinado en mayor medida por el anidamiento (β_{sne}) y en menor medida por el recambio de especies (β_{sim} , Figura 4.4b, 4.4c).

Según estos resultados y el observado en la Figura 4.2, surgen tres consideraciones para sistemas que parten de una productividad intermedia. En primer lugar, la beta diversidad temporal (β_{sor}) no sería la causante del aumento de la productividad observado dado que fue similar entre las distintas condiciones de diversidad. En segundo lugar, sistemas muy diversos (tratamiento de *Alta diversidad inicial*) generan el mayor recambio temporal de las especies (β_{sim}), o dicho de otra forma el ingreso de nuevas especies, y este mecanismo causa productividades bajas. En tercer lugar, condiciones de *Baja diversidad inicial* genera un mayor re-ordenamiento de las especies ya presentes en el sistema, el llamado anidamiento o β_{sne} , y mediante este mecanismo causaría el aumento de la productividad final observado en los tratamientos de *Media productividad primaria inicial* y *Baja diversidad inicial* (Figura 4.2).

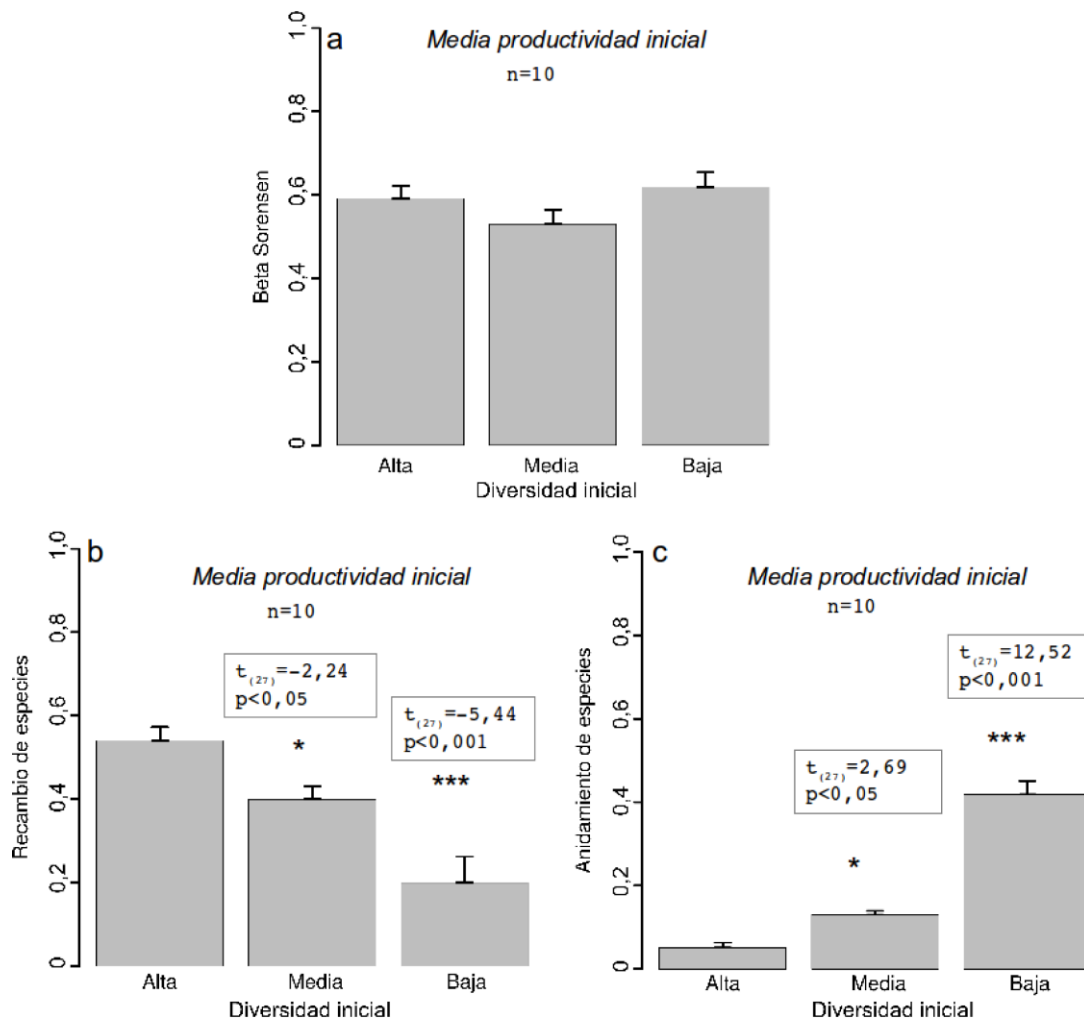


Figura 4.4. Efecto de la *diversidad inicial* sobre: a) Beta diversidad de Sorensen (β_{sor}), b) Recambio de especies (β_{sim}) y c) Anidamiento (β_{sne}), situados en los tratamientos de *Media productividad primaria inicial*. β_{sim} y β_{sne} (b y c) son componentes aditivos de β_{sor} (a). Se muestra el número de réplicas por tratamiento (n), el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el nivel de significancia (p) para los tratamientos significativamente distintos (*) al tratamiento de *Alta diversidad inicial*, las medidas de dispersión corresponden al error estándar. Cada nivel del factor *diversidad inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* del factor *productividad primaria inicial* y los niveles *Con* y *Sin invertebrados*.

4.3.1.2. La productividad primaria afecta a la diversidad

Hipótesis 1.2: Una menor energía disponible en productores primarios soporta un menor número de poblaciones viables dentro de su mismo nivel trófico.

Predicción: Al disminuir la productividad primaria disminuye la diversidad de la comunidad vegetal.

Objetivo: analizar el efecto de la disminución de la productividad primaria sobre la diversidad de la comunidad vegetal.

El efecto de la *productividad primaria inicial* sobre la riqueza de especies de la comunidad vegetal no dependió del resto de los factores (interacción *productividad primaria inicial* versus *diversidad inicial*: $F_{(4,72)}=0,52$, $p=0,72$; interacción *productividad primaria inicial* versus *presencia-ausencia de invertebrados*: $F_{(2,72)}=1,88$, $p=0,16$, interacción *productividad primaria inicial* versus *diversidad inicial* versus *presencia-ausencia de invertebrados*: $F_{(4,72)}=1,95$, $p=0,11$). De acuerdo con lo propuesto por la **hipótesis 1.2** La disminución de la *productividad primaria inicial* disminuyó la riqueza de especies de la comunidad vegetal al final de la estación de crecimiento. Específicamente, los niveles de *productividad primaria inicial* *Media* y *Baja* determinaron una disminución de la riqueza del 13,1% y 16,3% respectivamente, con respecto al tratamiento de referencia: *Alta productividad primaria inicial* (Figura 4.5).

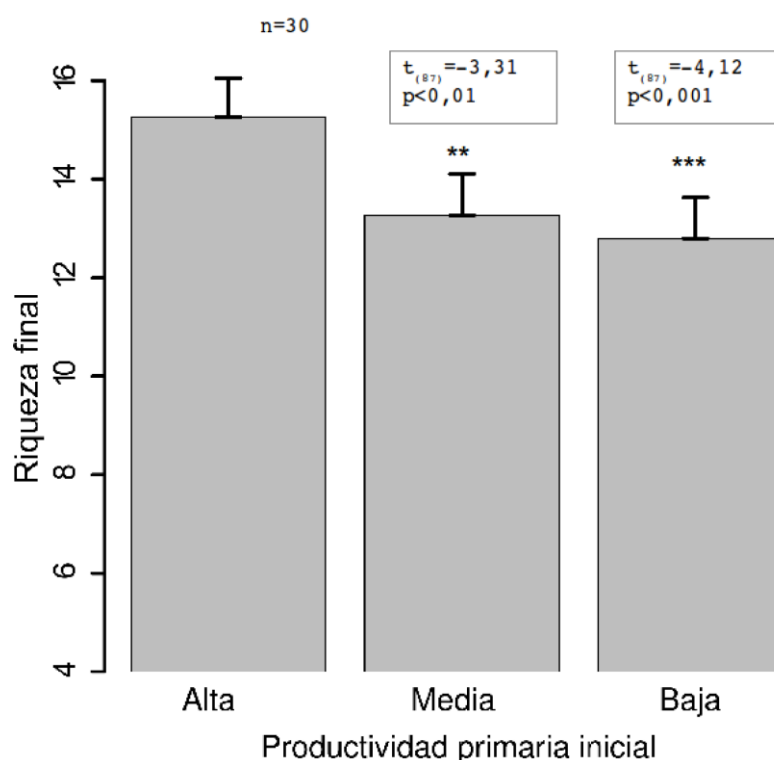


Figura 4.5. Efecto de la *productividad primaria inicial* sobre la riqueza de especies de la comunidad vegetal. Se muestra el número de réplicas por tratamiento de *productividad primaria inicial* (n), el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el nivel de significancia (p) para los tratamientos de *Media* y *Baja productividad primaria inicial*, significativamente distintos (** $p<0,01$, *** $p<0,001$) al tratamiento de *Alta productividad primaria inicial*. Las medidas de dispersión corresponden al error estándar. Cada nivel del factor *productividad primaria inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* del factor *diversidad inicial* y los niveles *Con* y *Sin invertebrados*.

Además de cambiar la riqueza de la comunidad vegetal, la productividad inicial modificó la composición de las especies. La composición de especies de las unidades experimentales mostró un ordenamiento dado por los niveles del factor *productividad primaria inicial* y no por los de *diversidad inicial*. Los tratamientos de *Alta* y *Baja productividad primaria inicial* mostraron composiciones particulares situadas en los extremos del ordenamiento (Cuadro 4.1). El tratamiento de *Media productividad primaria inicial* compartió parte de la composición de especies con los tratamientos de *Alta* y *Baja productividad primaria inicial* y no tuvo por tanto un grupo florístico particular y distinto al resto. Las especies de los grupos florísticos de los tratamientos de *Alta* y *Baja productividad primaria inicial* tuvieron baja constancia en las diez réplicas de cada tratamiento, mientras que las especies compartidas entre los tres tratamientos de *productividad primaria inicial* mostraron mayor constancia.

Cuadro 4.1: Tabla fitosociológica de las especies presentes en el mes de marzo. Para esto se utilizó un Análisis de Correspondencia (AC) y un posterior ordenamiento de las especies y sitios en función de sus scores en el AC. Las filas corresponden a las especies presentes y las columnas corresponden a la combinación de los factores *productividad primaria inicial* y *diversidad inicial* indicados en las últimas dos filas con sus niveles *Alta* (A), *Media* (M) y *Baja* (B). Los números de las celdas indican la frecuencia de aparición como el número de veces que la especie estuvo presente en las 10 réplicas de cada tratamiento (constancia). Celdas vacías indican ausencia de la especie en las 10 réplicas del tratamiento. Las líneas grises muestran la separación entre los tratamientos de *Alta*, *Media* y *Baja productividad primaria inicial*.

4.3.2. Relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de consumidores

Hipótesis 2: En un sentido causal, una mayor diversidad de un nivel trófico aumenta el rango de atributos funcionales del nivel trófico que les posibilita utilizar los recursos y se usan más eficientemente los recursos lo que genera un aumento de su productividad. En el otro sentido causal, una mayor productividad aumenta la cantidad de energía disponible lo que provoca un aumento de la diversidad del nivel trófico.

Predicción: La diversidad y la productividad de un nivel trófico aumentan de forma conjunta.

Objetivo: analizar la relación correlativa diversidad-productividad dentro de omnívoros, carnívoros y herbívoros.

De acuerdo a lo esperado por la predicción, los tres niveles tróficos mostraron correlaciones positivas entre la productividad y la diversidad de cada nivel trófico (Figura 4.6). Los modelos mostraron relaciones exponenciales positivas entre la riqueza y la productividad (abundancia) de cada nivel trófico analizado.

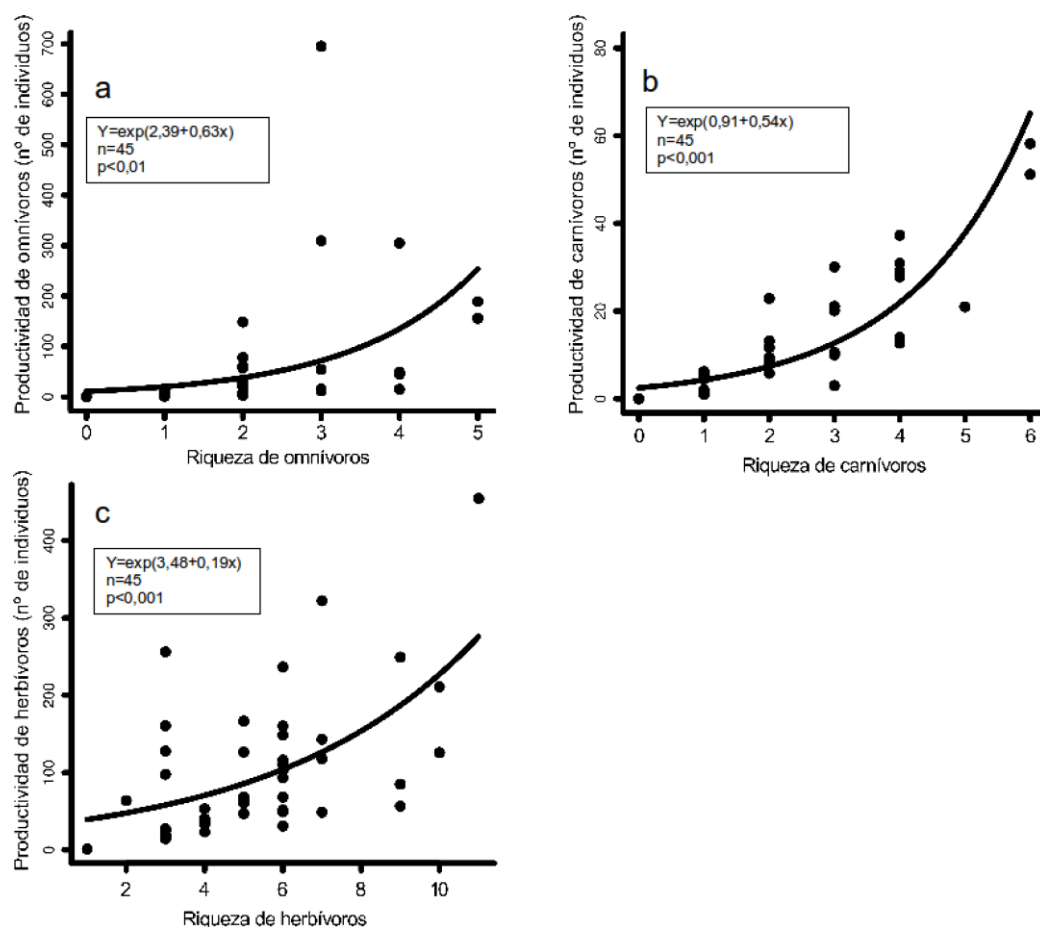


Figura 4.6. Relación riqueza-productividad (nº de individuos) de: (a) omnívoros; (b) carnívoros; (c) herbívoros. Se incluye para todos los casos la ecuación de la función de regresión con los parámetros estimados, el número de unidades experimentales utilizadas (n) y el valor de significancia de la regresión (p).

4.3.3. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores

4.3.3.1 La diversidad del nivel basal afecta la productividad de los niveles superiores

Hipótesis 3.1: La disminución de la diversidad de la comunidad vegetal genera una disminución del espectro nutricional para los consumidores los cuales disminuyen su productividad. Estos efectos pueden extenderse hacia niveles superiores de la red trófica.

Predicción: a menor diversidad de la comunidad vegetal menor es la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Objetivo: analizar el efecto de la disminución de la diversidad basal sobre la

productividad de los niveles tróficos de omnívoros, carnívoros y herbívoros.

No se cumplió la predicción: la disminución de la *diversidad inicial* de la comunidad vegetal no afectó la productividad de omnívoros ($F_{(2,36)}=0,42$, $p=0,66$, Figura 4.7a), carnívoros ($F_{(2,36)}=0,04$, $p=0,97$, Figura 4.7b) y herbívoros ($F_{(2,36)}=0,02$, $p=0,98$, Figura 4.7c), independientemente de la *productividad primaria inicial*, tanto para omnívoros ($F_{(4,36)}=0,97$ y $p=0,43$), como carnívoros ($F_{(4,36)}=0,27$ y $p=0,9$) o herbívoros ($F_{(4,36)}=1,1$ y $p=0,37$).

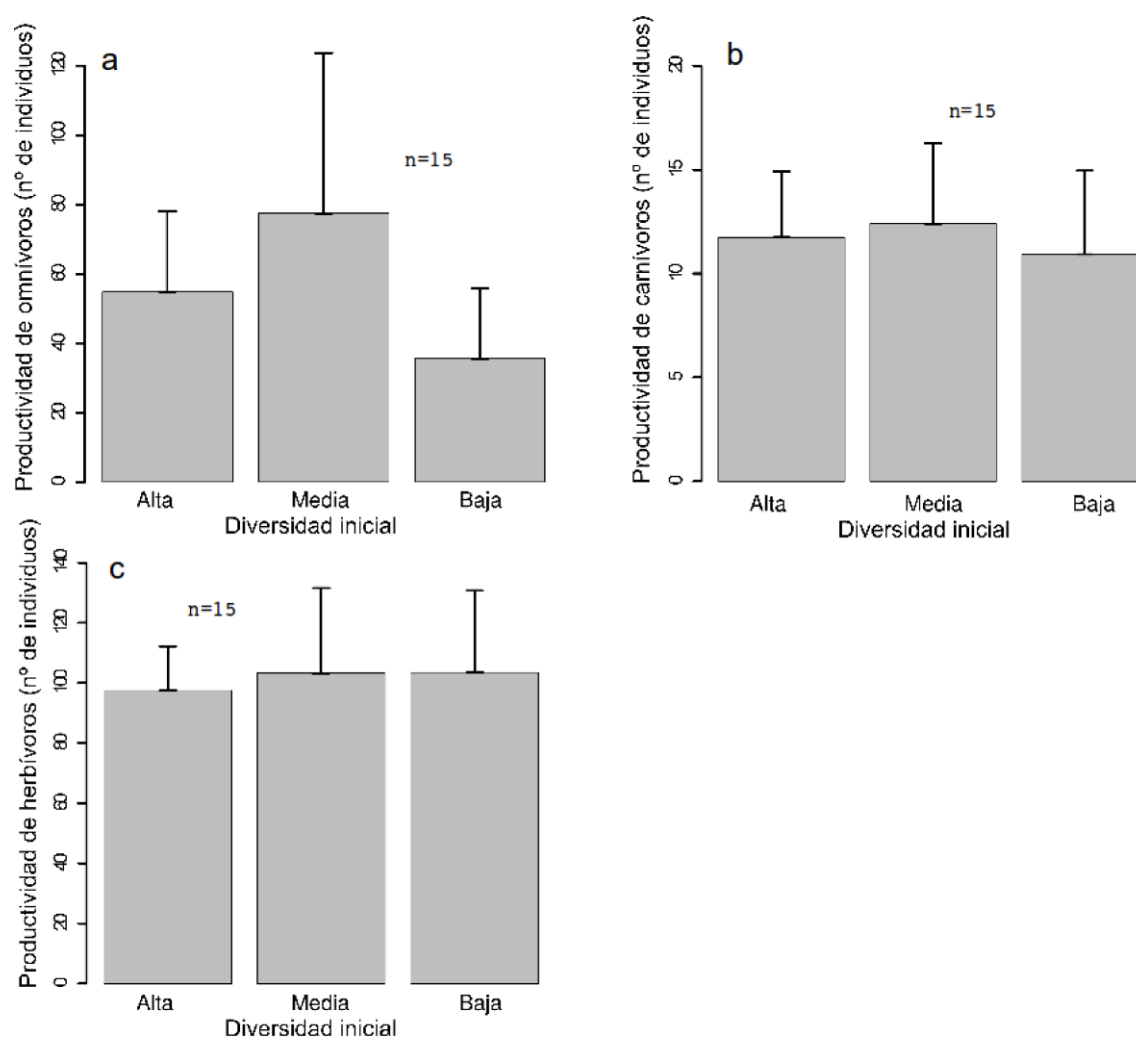


Figura 4.7. Efecto de la *diversidad inicial* sobre: la productividad (nº de individuos) de omnívoros (a), carnívoros (b) y herbívoros (c). Se muestra el número de réplicas por tratamiento (n) y las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del efecto del factor *productividad primaria inicial*. Cada nivel del factor *diversidad inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* del factor *productividad primaria inicial*. En ningún caso (a,b y c) hubo diferencias significativas ($p > 0,05$).

4.3.3.2. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores

Hipótesis 3.2: Una menor diversidad de la comunidad vegetal disminuye el espectro de recursos disponibles para los herbívoros, cuya diversidad se reduce en consecuencia debido a la falta de complementariedad en la utilización de sus recursos. Este efecto se puede trasladar en igual sentido hacia omnívoros y carnívoros.

Predicción: a menor diversidad del nivel trófico basal, menor es la diversidad de niveles tróficos superiores.

Objetivo: analizar el efecto de la diversidad de productores primarios sobre la diversidad específica de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

No se cumplió la predicción: la disminución de la *diversidad inicial* no afectó a la riqueza de omnívoros ($F_{(2,42)}=0,32$, $p=0,72$, Figura 4.8a), carnívoros ($F_{(2,42)}=0,05$, $p=0,95$, Figura 4.8b), ni herbívoros ($F_{(2,42)}=1,59$, $p=0,22$, Figura 4.8c) independientemente de los niveles de la *productividad primaria inicial* : omnívoros ($F_{(4,36)}=0,54$ y $p=0,71$), carnívoros ($F_{(4,36)}=0,15$ y $p=0,96$) y herbívoros ($F_{(4,36)}=0,9$ y $p=0,47$).

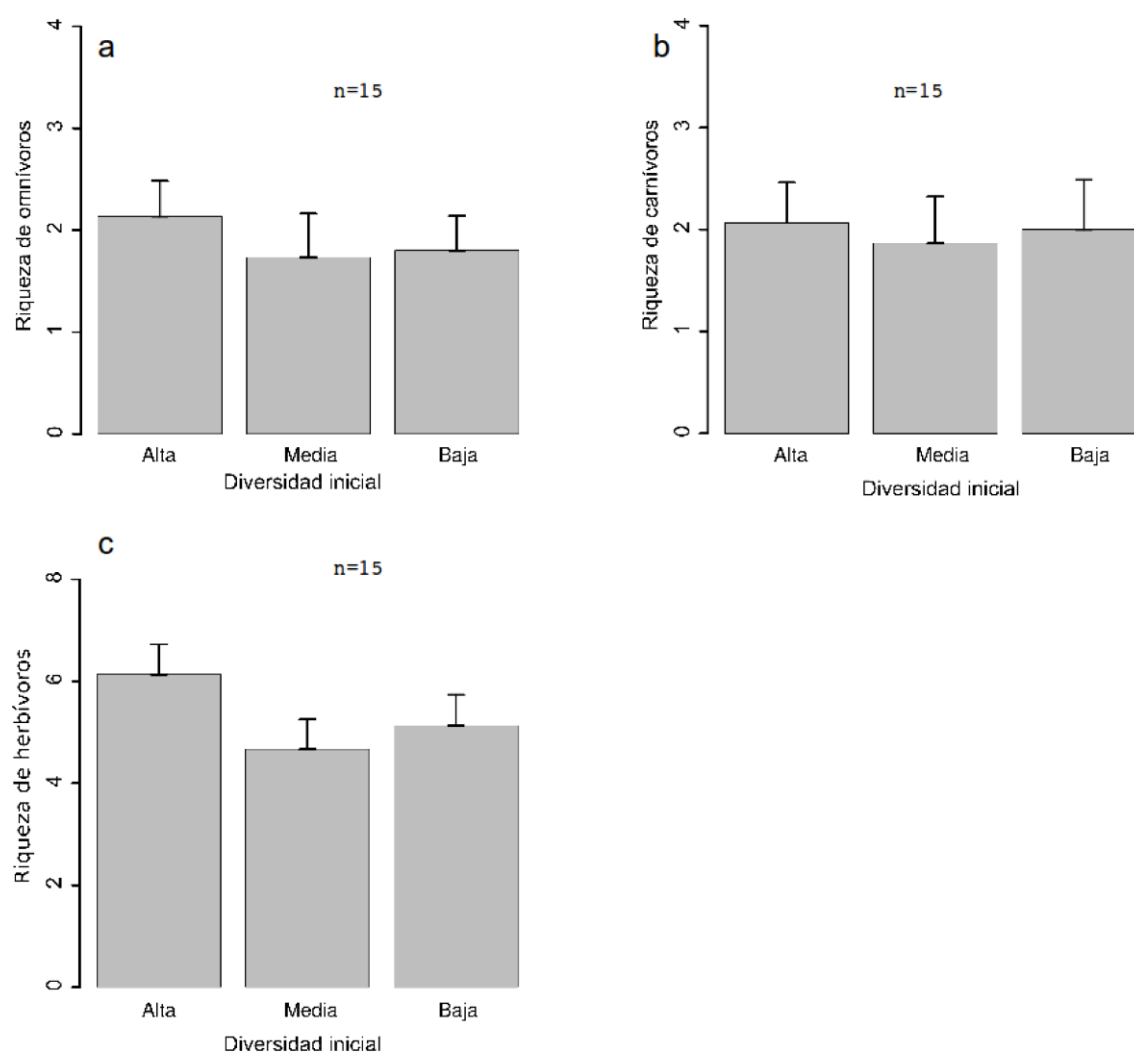


Figura 4.8. Efecto de la *diversidad inicial* sobre: la riqueza de omnívoros (a), carnívoros (b) y herbívoros (c). Se muestra el número de réplicas por tratamiento (n) y las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales contienen la variabilidad del efecto del factor *productividad primaria inicial*. En ningún caso (a, b y c) hubo efectos significativos. Cada nivel del factor *diversidad inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* del factor *productividad primaria inicial*, para los tratamientos *Con invertebrados*.

4.3.4. La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores

4.3.4.1. La productividad primaria afecta la diversidad de los niveles tróficos superiores

Hipótesis 4.1: Si se reduce la energía producida por el nivel trófico basal llegará menos energía al resto de la red, la cual soportará un menor número de poblaciones

Predicción: la disminución de la productividad primaria disminuye la diversidad específica de niveles superiores de la red trófica.

Objetivo: analizar el efecto de la disminución de la productividad primaria sobre la diversidad específica de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

Hubo efectos contrapuestos de la *productividad primaria inicial* sobre la riqueza de omnívoros, carnívoros y herbívoros. Las tres relaciones observadas no se vieron afectadas por el factor *diversidad inicial* en ninguno de los tres niveles tróficos: omnívoros ($F_{(4,36)}=0,54$ y $p=0,71$), carnívoros ($F_{(4,36)}=0,15$ y $p=0,96$) y herbívoros ($F_{(4,36)}=0,9$ y $p=0,47$). Para los omnívoros, contrario a lo esperado por la predicción, la *Baja productividad primaria inicial* tuvo 88% más riqueza que la *Alta* (Figura 4.9a). Para los carnívoros, la *productividad primaria inicial* no afectó la riqueza de carnívoros ($F_{(2,42)}=0,69$, $p=0,51$, Figura 4.9b). Para herbívoros se cumplió la predicción: la disminución de *Alta* a *Baja productividad primaria inicial* disminuyó 31% la riqueza de herbívoros (Figura 4.9c).

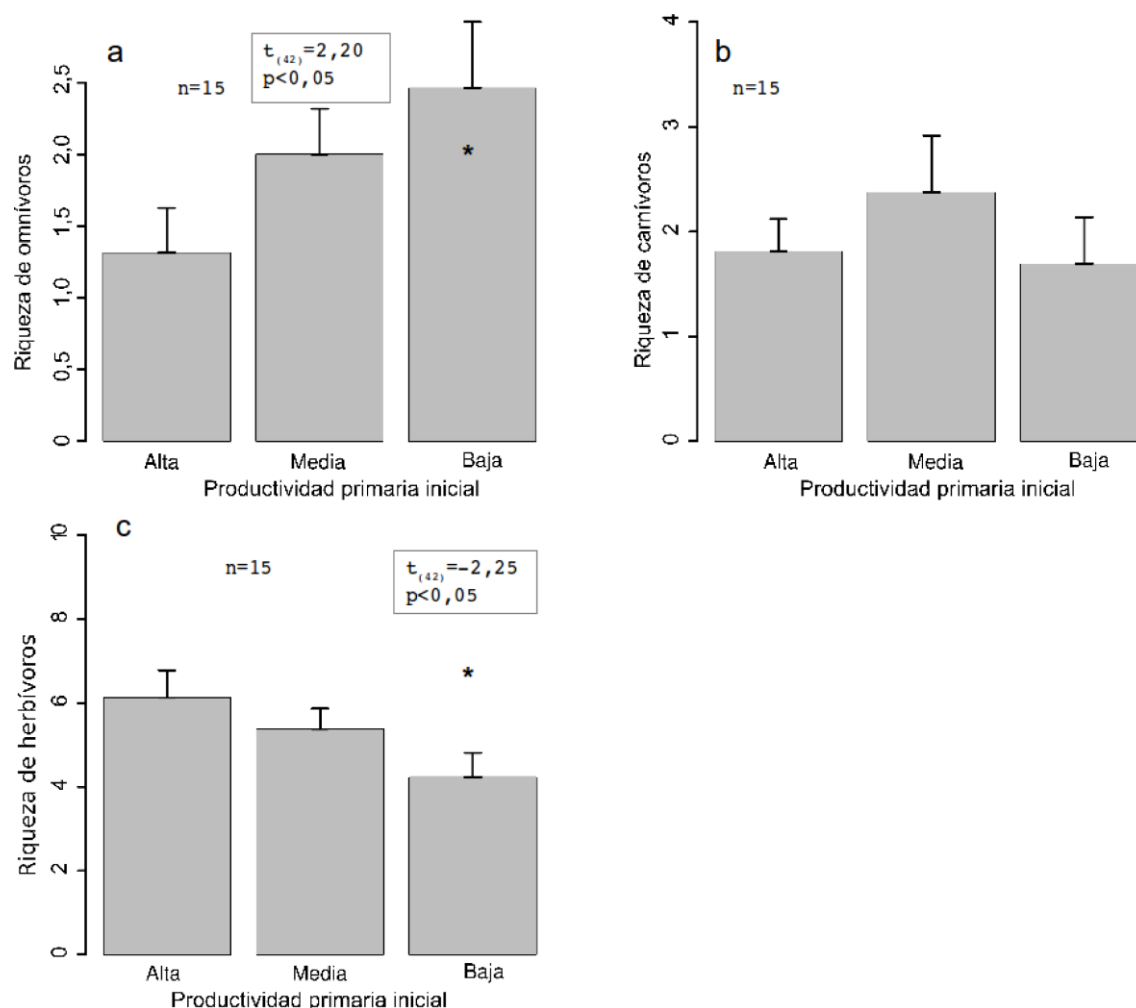


Figura 4.9. Efecto de la *productividad primaria inicial* sobre: la riqueza de omnívoros (a), carnívoros (b) y herbívoros (c). Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error, el número de réplicas por tratamiento (n), el nivel de significancia (p) y el tratamiento significativamente distinto (*) al tratamiento de *Alta productividad primaria inicial*. Las medidas de dispersión corresponden al error estándar, los cuales incluyen la variabilidad del factor *diversidad inicial*. Cada nivel del factor *productividad primaria inicial* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* del factor *diversidad inicial*, para el nivel *Con invertebrados*.

4.3.4.2. La productividad primaria afecta la productividad de los niveles tróficos superiores

Hipótesis 4.2: Al disminuir la productividad de un recurso disminuye la energía captada por sus consumidores y disminuye su productividad, lo cual da lugar a una cascada ascendente de disminución de energía y productividad de los niveles tróficos a lo largo de la red.

Predicción: a menor productividad primaria menor es la productividad de niveles

tróficos superiores.

Objetivo: analizar el efecto de la disminución de la productividad primaria sobre la productividad de herbívoros, carnívoros y omnívoros.

No se cumplió la predicción: la disminución de la *productividad primaria inicial* no modificó la productividad de omnívoros ($F_{(2,36)}=0,96$, $p=0,39$; Figura 4.10a), carnívoros ($F_{(2,36)}=0,41$, $p=0,67$; Figura 4.10c) y herbívoros ($F_{(2,36)}=1,42$, $p=0,25$; Figura 4.10b), independientemente de la *diversidad inicial* tanto para omnívoros ($F_{(4,36)}=0,97$, $p=0,43$), como carnívoros ($F_{(4,36)}=0,27$, $p=0,9$) o herbívoros ($F_{(4,36)}=1,10$, $p=0,37$).

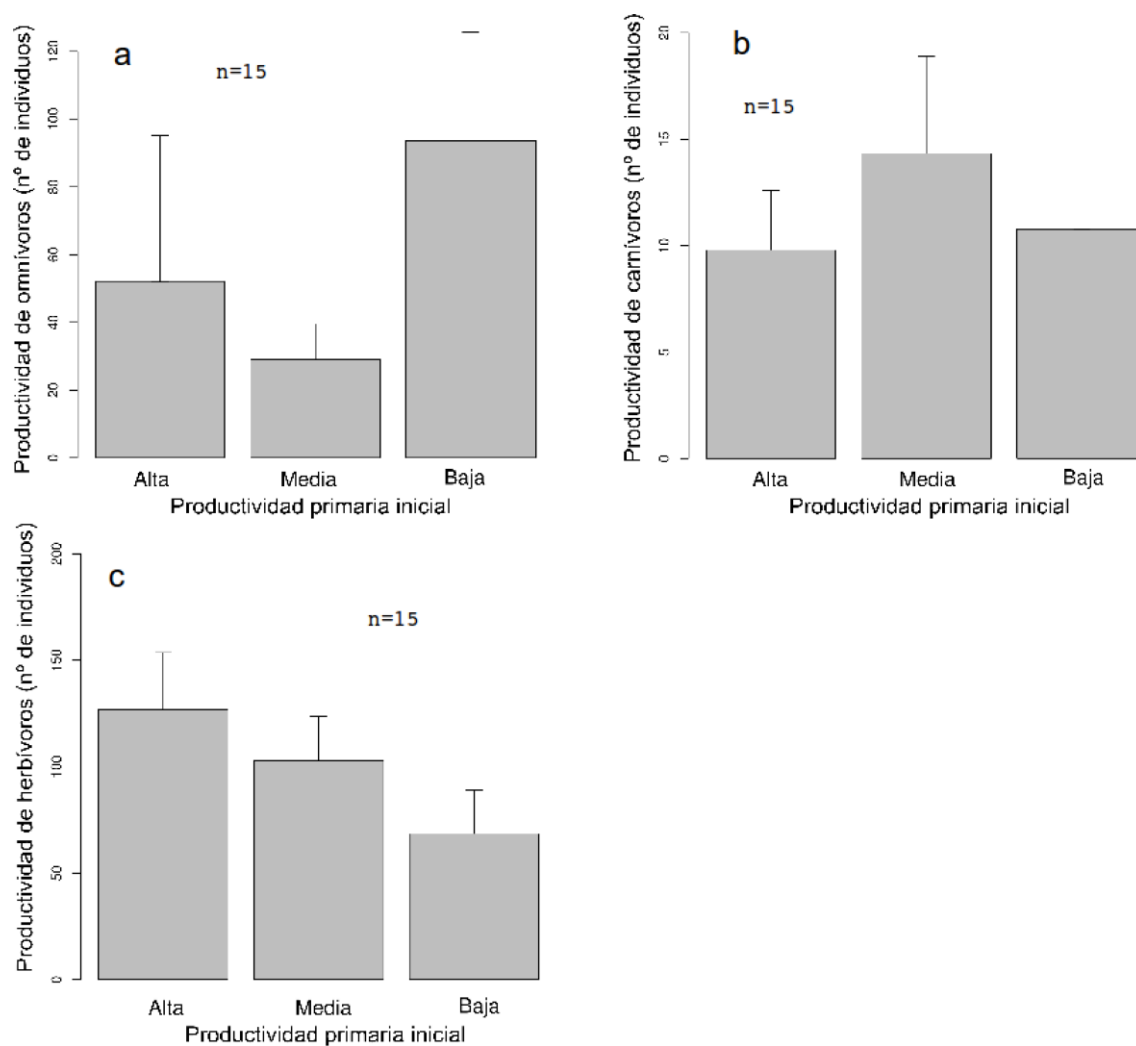


Figura 4.10. Efecto de la productividad primaria inicial sobre la productividad (n° de individuos) de: (a) omnívoros, (b) carnívoros y (c) herbívoros. Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error y el número de réplicas por tratamiento (n). Las medidas de dispersión corresponden al error estándar y contienen la variabilidad del efecto del factor diversidad inicial. Cada nivel de productividad primaria inicial está compuesto por las réplicas de los niveles Alta, Media y Baja del factor diversidad inicial, para el tratamiento *Con invertebrados*.

4.3.5. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria

4.3.5.1. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad del nivel basal

Hipótesis 5.1: La ausencia de invertebrados relaja la presión de consumo sobre las plantas y genera un aumento de la diversidad de productores primarios.

Predicción: en ausencia de invertebrados aumenta la diversidad de productores primarios.

Objetivo: analizar el efecto de la presencia y la ausencia de invertebrados sobre la diversidad de productores primarios.

De acuerdo a lo esperado, la ausencia de invertebrados aumentó la riqueza de la comunidad vegetal al final de la estación de crecimiento (Figura 4.11). El efecto de la presencia-ausencia de invertebrados sobre la riqueza de especies de la comunidad vegetal no dependió de la *diversidad inicial* ($F_{(2,72)}=0,22$, $p=0,8$) ni de la *productividad primaria inicial* ($F_{(2,72)}=1,88$ y $p=0,16$) y tampoco de la triple interacción con estos factores ($F_{(4,72)}=1,95$, $p=0,11$). En la condición de *Sin invertebrados*, la riqueza final promedio fue 11% mayor que *Con invertebrados* (Figura 4.11).

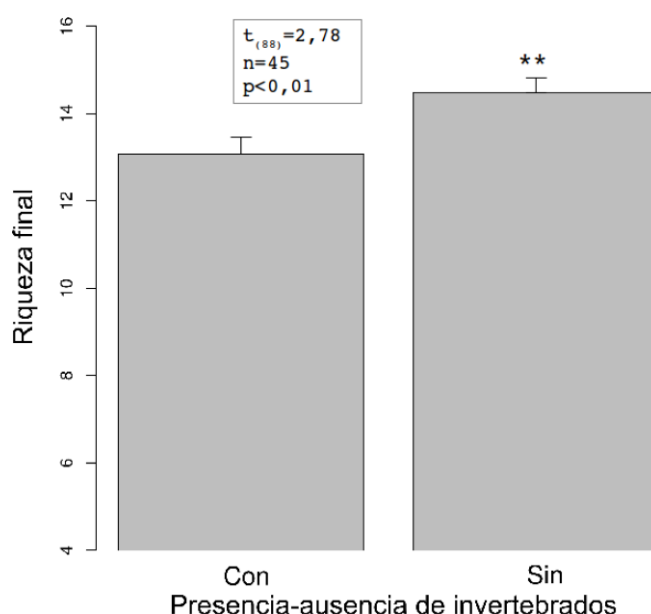


Figura 4.11. Efecto de presencia-ausencia de invertebrados sobre la riqueza de la comunidad vegetal final. Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error, el número de réplicas por tratamiento (n) y el nivel de significancia (p) para el tratamiento significativamente distinto (**). Las medidas de dispersión corresponden al error estándar los cuales incluyen la variabilidad de los factores *diversidad inicial* y *productividad primaria inicial*. Cada nivel del factor *invertebrados* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* de los factores *diversidad inicial* y *productividad primaria inicial*.

4.3.5.2. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la productividad primaria

Hipótesis 5.2: La ausencia de invertebrados, relaja la presión de consumo sobre las plantas y genera un aumento de la productividad primaria.

Predicción: en ausencia de invertebrados la productividad primaria es mayor.

Objetivo: analizar el efecto de la presencia y la ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria.

De acuerdo a lo esperado por la predicción, la ausencia de la comunidad de invertebrados aumentó la productividad primaria final (Figura 4.12). El efecto de la presencia-ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria final no dependió de la *diversidad inicial* ($F_{(2,72)}=0,35$, $p=0,71$) ni de la *productividad primaria inicial* ($F_{(2,72)}=1,13$, $p=0,33$), ni tampoco de la interacción con estos factores ($F_{(4,72)}=1,28$, $p=0,28$). La productividad promedio final aumentó un 18% en ausencia de invertebrados (Figura 4.12).

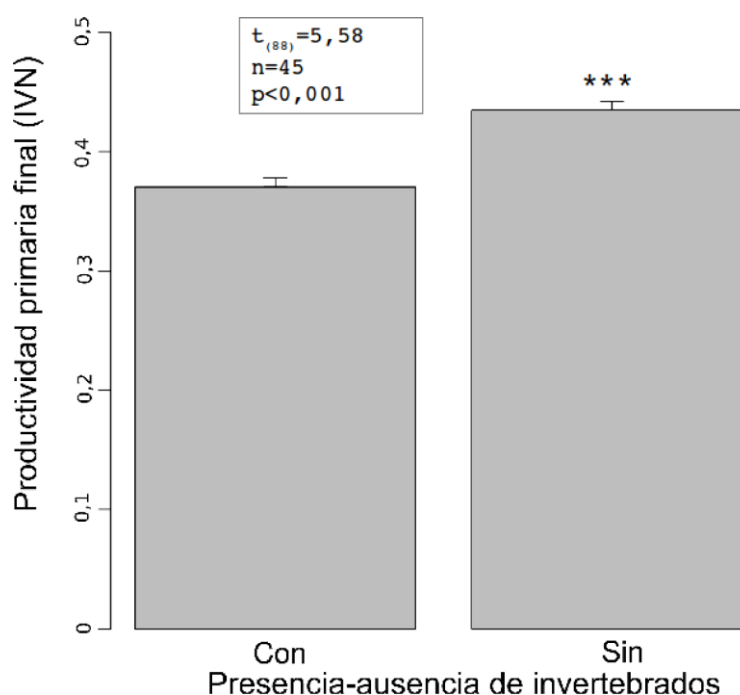


Figura 4.12. Efecto de la presencia-ausencia de invertebrados sobre la productividad primaria final (IVN). Se muestra el estadístico de la prueba (t) con los grados de libertad del error, el número de réplicas por tratamiento (n) y el nivel de significancia (p) para el tratamiento significativamente diferente (***). Las medidas de dispersión corresponden al error estándar y contienen la variabilidad del efecto de los factores *diversidad inicial* y *productividad primaria inicial*. Cada nivel del factor *presencia-ausencia de invertebrados* está compuesto por las réplicas de los niveles *Alta*, *Media* y *Baja* de los factores *diversidad inicial* y *productividad primaria inicial*.

4.4. Discusión

La presente discusión comienza con una síntesis de los principales resultados del capítulo, continúa con una discusión general a todas las secciones y una discusión de la metodología utilizada en el experimento. Luego se discuten los resultados para cada una de las cinco secciones: 1) Relación diversidad-productividad dentro de productores primarios, 2) Relación diversidad-productividad dentro de niveles tróficos de consumidores, 3) La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de niveles tróficos superiores, 4) La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de niveles tróficos superiores, 5) La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria. Finalmente se incluye una sección de ideas para futuras líneas de investigación. Para simplificar la terminología de las variables utilizadas cuando se menciona a la diversidad de un nivel trófico nos referimos a la riqueza de especies del nivel trófico nombrado, salvo en el caso del tratamiento *diversidad inicial*, que como ya mencionamos es un gradiente simultáneo de riqueza y equitatividad. A su vez cuando se menciona a la productividad de los niveles tróficos de consumidores, nos referimos a la abundancia de individuos y cuando se menciona la productividad primaria se hace referencia al IVN. Se espera que esta homogeneización de la terminología simplifique para el lector la interpretación de los resultados y su discusión. Cabe aclarar que la aproximación a las variables objetivo a través de las variables medidas ha sido justificada previamente.

4.4.1. Síntesis de los principales resultados

Los resultados dentro del nivel trófico basal fueron muy diferentes a los resultados dentro de los niveles tróficos de herbívoros, carnívoros y omnívoros. Mientras que para el nivel basal las respuestas fueron de gran complejidad con efectos esperados y no esperados (Figura 4.2 y 4.5), para los niveles tróficos superiores las respuestas fueron sencillas y con relaciones esperadas (Figura 4.6). En un sentido causal, la disminución de la productividad primaria inicial disminuyó la diversidad de la comunidad vegetal. En el sentido opuesto, la productividad primaria aumentó con la disminución de la diversidad pero este efecto dependió de la condición de productividad primaria inicial. En cambio, las relaciones correlativas diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos superiores mostraron las relaciones positivas esperadas.

Las cascadas ascendentes mostraron estar dadas por la productividad primaria y nunca por la diversidad de la comunidad vegetal. La disminución de la productividad primaria disminuyó la diversidad de herbívoros, aumentó la diversidad de omnívoros y no afectó la diversidad de carnívoros. La disminución de la productividad primaria no afectó la productividad de herbívoros, omnívoros y carnívoros. En cambio, los consumidores afectaron fuertemente la diversidad y la productividad de las plantas. Debido a que las cascadas descendentes observadas estuvieron dadas por la presencia de toda la comunidad de invertebrados, no pudimos discernir si la causalidad está dada por

cambios en la diversidad y en la productividad de los invertebrados o en algún otro atributo de los niveles tróficos.

4.4.2. Discusión general

Existen en la literatura muchos ejemplos de distintos trabajos que muestran una variedad de efectos de la diversidad sobre la productividad. Por ejemplo, Tilman *et al.* (2001) mostraron, para pastizales similares a los de esta tesis, que el aumento de la riqueza de 8 a 16 especies provocó un aumento del 22% de la productividad aérea. Por otra parte, Hooper *et al.* (2012), se basaron en 192 estudios de variados ecosistemas y mostraron mediante modelos que la pérdida del 50% de diversidad provocaría una reducción promedio del 13% de la productividad. Sin embargo, la mayoría de los experimentos que se encuentran en la literatura no controlaron la productividad primaria inicial que tienen los tratamientos generados de diversidad. En cambio, más allá de la magnitud del efecto observado, en este capítulo se encontró que el efecto de la diversidad sobre la productividad al cabo de un tiempo depende del nivel de productividad con la que el sistema empieza. Por otra parte, el rango del nivel de productividad primaria inicial generado es similar al causado por el pastoreo de grandes herbívoros en estos sistemas (Rusch y Oesterheld 1997), que representa una práctica de manejo usual a la que gran parte de los pastizales a nivel mundial son sometidos. Esta característica de los pastizales a nivel mundial junto con estos resultados refuerza la idea de que los efectos de la diversidad sobre funciones ecosistémicas en general no deberían ser considerados de forma aislada de la condición de productividad de los pastizales generada por la defoliación a la que se ven sometidos tanto por la herbivoría natural como por ganado. Por otra parte, los efectos observados en el sentido causal opuesto mostraron un efecto directo de la productividad primaria sobre la diversidad vegetal, lo cual sugiere que hay que considerar en el análisis las prácticas de manejo que reducen (pastoreo) o aumentan (fertilización) la productividad primaria de los ecosistemas ya que tendría efectos sobre su diversidad vegetal (Borer *et al.* 2013, 2014). Más aún, en este experimento se observó que la disminución de la productividad primaria inicial también reduce la diversidad de los herbívoros pero aumenta la de omnívoros. En sentido de cascada trófica descendente, la consideración de la presencia de la red trófica de consumidores invertebrados mostró que regulan la diversidad y productividad primaria del pastizal. Los efectos observados sobre la diversidad son contrarios a los observados por redes tróficas de vertebrados (Rusch y Oesterheld 1997, McNaughton *et al.* 1989, Borer *et al.* 2014). Esta discrepancia sugiere la importancia de la consideración taxonómica de los consumidores de los pastizales templados para comprender sus efectos sobre la diversidad y productividad primaria de estos pastizales, más allá de otros servicios generados por los invertebrados, sugeridos y demostrados en estos sistemas y en otros a nivel mundial (Molina *et al.* 2013, Garibaldi *et al.* 2013). Además, a pesar de los niveles contrastantes generados tanto de diversidad como de productividad primaria, niveles que son similares a los observados previamente, en este y en otros pastizales (Sala 1988, Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton *et al.* 2002, experimentos de Cedar Creek y BIODDEPTH), la presencia de los invertebrados

disminuyó la diversidad y productividad primaria final independientemente de los niveles mencionados. En este experimento se observó que la diversidad del pastizal se vio disminuida en un 36% por la acción conjunta de la productividad primaria inicial y la presencia de los consumidores, resultado novedoso para el pastizal observado y en general para la literatura relevada en esta tesis. En cambio, la productividad primaria al fin de la estación de crecimiento se vio aumentada por la diversidad inicial y la productividad primaria inicial en un 10%, pero la presencia de consumidores la disminuyó un 18%. Dada la revisión bibliográfica de esta tesis este trabajo es el primero en considerar el efecto conjunto de la productividad primaria inicial de un pastizal y la presencia de invertebrados sobre la diversidad de la comunidad vegetal al cabo de una estación de crecimiento.

4.4.3. Discusión metodológica

Las distintas aproximaciones utilizadas en anteriores trabajos para estimar la diversidad y la productividad primaria serían un aporte a la falta de consenso sobre la causalidad en la relación diversidad-productividad primaria. Diversos trabajos han manipulado la diversidad de la comunidad vegetal, por siembra o remoción, con el mantenimiento de los niveles de diversidad a lo largo de varias generaciones (Cedar Creek), lo que equivale en sistemas naturales a un conjunto de especies colonizadoras (así lo discute Cardinale *et al.* 2009). Mientras tanto, experimentos observacionales han analizado la relación diversidad-productividad primaria sobre un conjunto de especies coexistentes, resultado de procesos físico-biológicos de dispersión e interacción de especies en la historia previa de la comunidad (como señala Diaz *et al.* 2003). Según Cardinale *et al.* (2009), estas diferencias entre conjunto de especies colonizadoras y conjunto de especies coexistentes serían un aporte a la variedad de patrones de respuesta encontrados. La utilización de experimentos de remoción representa un enfoque muy valioso por dos razones fundamentales: ser realizados en condiciones naturales con comunidades previamente ensambladas y con saturación de nichos y tener la fortaleza de poder manipular las variables de interés (Diaz *et al.* 2003, Cardinale *et al.* 2009). Por otra parte, existen distintas aproximaciones empíricas utilizadas al concepto de productividad primaria. Gradientes latitudinales y altitudinales, disponibilidad de recursos (nutrientes, agua, luz), tasas de crecimiento y disponibilidad de biomasa vegetal se han intercambiado con la productividad en distintos trabajos como causa o efecto de la diversidad basal (así lo señalan algunas revisiones: Waide *et al.* 1999; Mittelbach *et al.* 2001, Hooper *et al.* 2005, Cusens *et al.* 2012). El presente análisis tiene la relevancia de la consideración conjunta de las situaciones iniciales y finales de diversidad y productividad primaria con la misma aproximación para la estimación de las variables predictoras y respuestas en el nivel trófico basal. Debido a que el experimento permitió analizar en un mismo sistema ambas direcciones causales y mostró efectos distintos en cada una ellas, el presente capítulo representa un enfoque crítico, distinto y novedoso al debate instaurado de la causalidad en la relación diversidad-productividad primaria (Huston 1997, Grime 1998, Loreau *et al.* 2001, Fridley 2002, Schmid 2002, Worm y Duffy 2003).

Los gradientes de productividad y diversidad en los que se estudia la relación entre estas variables serían claves en el análisis. Típicamente, a escala regional, se utilizan gradientes naturales de productividad asociados a gradientes latitudinales con diferencias en temperatura, radiación y precipitación y a escala local se generan experimentalmente gradientes de recursos del suelo por fertilización (así lo señalan Tilman 1999, Diaz *et al.* 2007, algunos regionales: Símová *et al.* 2013, análisis regionales derivados de juntar varios Long-Term Ecological Research [LTER], algunos locales: Cedar Creek y BIODDEPTH). De esta forma, en los anteriores trabajos los efectos de la productividad sobre la diversidad serían en realidad efectos de disponibilidad de recursos del suelo sobre el establecimiento de las especies (una buena síntesis en esta línea: Cardinale *et al.* 2009). El presente experimento consideró un gradiente de productividad, con una aproximación original, donde la *productividad primaria inicial* fue generada por medición de IVN y defoliación. Por lo tanto, en este capítulo los efectos de la productividad primaria sobre la diversidad de la comunidad vegetal están más estrechamente relacionados al concepto teórico de productividad primaria y no tanto a la variable utilizada como aproximación de la productividad (precipitación, biomasa disponible, recursos del suelo, etc.). Más aún, el análisis de la relación diversidad-productividad estuvo realizado en condiciones de homogeneidad ambiental, es decir sin tener el efecto de fuertes gradientes ambientales como se vio en los capítulos anteriores y los resultados mostraron que la relación diversidad-productividad aparece en condiciones de homogeneidad ambiental.

El gradiente de *diversidad inicial* generado tiene tres grandes ventajas para el análisis de la relación diversidad-productividad. Primero, se generó un amplio gradiente simultáneo de riqueza y equitatividad local (de 17, 8 y 4 especies cada nivel del factor) en el conjunto de 49 especies presentes en las unidades experimentales entre el inicio y el fin de la estación de crecimiento y en el total de 87 especies relevadas en el área delimitada para el experimento, ambos conjuntos de especies pasibles de colonizar los tratamientos en el transcurso del experimento. Segundo, la elección de las especies fue al azar, aunque la aleatorización de las especies se hizo por las categorías de cobertura de cada especie. Se removió en primer lugar a las raras, luego las poco abundantes y finalmente las más abundantes y se dejó las cuatro dominantes de cada unidad experimental, las que difirieron en identidad entre unidades experimentales. Las especies dominantes son, según el marco teórico, las que deberían estar aportando en mayor medida al funcionamiento ecosistémico (*especies clave* Paine 1966, Mouquet *et al.* 2013, *efecto de masa* Grime 1998). Dado que los sistemas naturales con acción del hombre tienden a perder las especies en función de sus abundancias relativas el gradiente de diversidad generado es más realista que pérdidas completamente al azar o ensambles sintéticos aleatorios (como puntualizan entre otros: Symstad y Tilman 2001, Diaz *et al.* 2003). Además se consideró la identidad de las especies vegetales como posible moduladora de la relación diversidad-productividad a través del análisis del efecto de los tratamientos sobre el recambio temporal de las especies (beta diversidad temporal) y sobre el agrupamiento de las especies entre las unidades experimentales al final de la estación de crecimiento mediante el análisis de la tabla fitosociológica. El análisis fitosociológico aparece como un aporte relevante en la comprensión del análisis

causal, sin embargo pocos o nulos trabajos lo han abarcado. Si bien existen trabajos que consideran la identidad de las especies muchos lo hacen mediante grupos funcionales agrupando las especies por grupos conceptuales, formados a priori, que se piensan afectaría la relación diversidad-productividad (así lo discuten: Mokany *et al.* 2008, Diaz *et al.* 2007). En cambio, como resaltaron Perelman *et al.* (2005), la utilización de la tabla fitosociológica permite la identificación de grupos conformados naturalmente por la interacción entre las características intrínsecas de los organismos presentes y el ambiente.

Si bien existen trabajos que analizan la relación entre la diversidad y la productividad a través de una red trófica, la mayoría de los trabajos utilizan redes tróficas sintéticas de una o unas pocas especies por nivel trófico. La utilización de cascadas a nivel de especie o de población, tiene la limitación de representar una baja variabilidad en la composición de atributos de estos niveles de organización, lo que generaría resultados muy distintos a los experimentos que, como el aquí presentado, consideran cascadas comunitarias (Dyer y Letorneau 2003, Halpern *et al.* 2005, Borer *et al.* 2005, Borer *et al.* 2012). Además, en este capítulo se incluyó en los análisis el nivel trófico de omnívoros, nivel que ha sido relegado históricamente hasta recientemente (Finke y Denno 2005, Vandermmmer 2006 y Arim y Marquet 2004, Borer *et al.* 2005). También se analizó el efecto en cascada comunitaria de la presencia-ausencia de tres niveles tróficos sobre los productores primarios. Por último, se consideró en un mismo sistema y escala espacial y temporal la complejidad de varias de las interacciones multi-tróficas entre los cuatro niveles tróficos encontrados.

Sin embargo, algunas características del experimento serían una desventaja. La utilización de no más de una estación de crecimiento tendría sesgos en los resultados para la comunidad estival utilizada, mientras que la comunidad invernal tendría otras respuestas. Por el poco lapso de tiempo entre el inicio y el final de la estación de crecimiento, los efectos observados serían en parte atribuidos a la remoción mecánica utilizada para generar los tratamientos de plantas. Si bien hubo un control de cobertura para equiparar la remoción debida al tratamiento de diversidad, el control fue realizado mediante el corte de la canopia sin la remoción de las estructuras subterráneas de las plantas. De esta forma las parcelas con el tratamiento de *Baja diversidad inicial* habrían tenido mayor remoción de las estructuras subterráneas mientras que las de *Media* y *Alta diversidad* habrían mantenido mayores estructuras subterráneas lo que les posibilitaría, al cabo de la estación de crecimiento, tener un mayor reclutamiento de especies y un mayor acumulación de biomasa que las parcelas de *Baja diversidad inicial*. Esta diferencia en la equiparación de la cobertura vegetal podría ser en parte responsable de una mayor riqueza y biomasa observadas al final de la estación de crecimiento en las parcelas de *Alta diversidad inicial*, intermedia riqueza y biomasa en *Media diversidad inicial* y menor riqueza y biomasa en las parcelas de *Baja diversidad inicial*. Por otra parte, no se midió la biomasa removida para generar los tratamientos de productividad. Esto no permitió evaluar de manera cuantitativa el disturbio generado en cada unidad experimental. No se estimó la productividad primaria por especie y no se generaron tratamientos mono-específicos, esto impidió avanzar en identificar los posibles mecanismos detrás de la relación diversidad-productividad primaria. La movilidad de

los invertebrados no estuvo limitada al experimento, lo que habría generado sesgos en los efectos observados de las cascadas ascendentes por permitir a los invertebrados moverse fuera de los tratamientos para obtener energía y luego ser capturados en los tratamientos. No se utilizaron exclusiones para pequeños herbívoros vertebrados, aunque no se vio en las parcelas indicios de presencia de estos. La clasificación de invertebrados no separó herbívoros especialistas de generalistas, lo que habría sido utilizado para entender los efectos de cascadas ascendentes y descendentes, tampoco se controló las abundancias o diversidades de cada uno de los niveles tróficos de consumidores lo que habría representado un avance enorme en los patrones y mecanismos de las cascadas tróficas ascendentes y descendentes. La complejidad logística del procesamiento de las muestras de invertebrados nos impidió utilizar aproximaciones más apropiadas para la estimación de la productividad como la biomasa o el tamaño corporal de los individuos. Por lo tanto, parte la ausencia de efectos en las cascadas ascendentes podría estar dada por esta aproximación metodológica. Por último, la eliminación del pastoreo por el ganado generado por el armado de la clausura experimental podría desencadenar cambios en la estructura y funcionamiento del pastizal (Chaneton et al. 2002). Esto podría modificar, atenuar o enmascarar las relaciones observadas entre la diversidad y la productividad, dado que otros procesos que no fueron considerados en este trabajo, como la sucesión, serían fuertes determinantes de la productividad y la diversidad de la comunidad vegetal.

4.4.4. Discusión de las relaciones causales

4.4.4.1. Relación diversidad-productividad dentro de productores primarios

La diversidad y la productividad primaria son una causa de la otra pero las características de esta relación causal variaron según la dirección causal analizada. La disminución de la diversidad aumentó un 10% la productividad final, aunque este efecto dependió de la productividad primaria inicial. En el otro sentido causal, la disminución de la productividad primaria disminuyó de forma directa un 13 y 16 % la diversidad final, sin depender de la diversidad inicial.

El efecto de la *diversidad inicial* sobre la *productividad final* dependió del nivel de *productividad primaria inicial* y no coincidió con la **hipótesis 1.1** en ninguno de los niveles, ya que el efecto fue nulo en alta y baja productividad y negativo en productividad intermedia. En cambio el efecto encontrado, dependiente del nivel de productividad primaria, coincidió parcialmente con el marco teórico propuesto por algunos autores, enfocados en la dirección causal donde la productividad afecta la diversidad (e.g. Gross et al. 2000). Concretamente, Gross et al. (2000) proponen una relación de óptimo en la totalidad del gradiente de productividad, debido a la acumulación de relaciones positivas en baja productividad (fase ascendente), ausencia de relaciones en niveles medios (la meseta en la relación de óptimo) y relaciones negativas en altas productividades (fase descendente). Contrariamente a este patrón

propuesto, en niveles intermedios de productividad hubo un efecto negativo de la *diversidad inicial* sobre la productividad primaria y la ausencia de la relación se dio en valores bajos y altos de productividad primaria (Figura 2). A pesar de las diferencias encontradas con Gross *et al.* (2000), la coincidencia radica en la dependencia de los efectos al valor de productividad en el que se analicen los efectos. Si bien el experimento factorial no permitió disgregar por completo los mecanismos actuantes, los resultados sugieren que en las situaciones de *Media productividad primaria inicial*, actuarían los mecanismos biológicos de interacción entre especies donde los atributos de las especies presentes al final de la estación de crecimiento en cada tratamiento serían los determinantes: por ejemplo *selección de especies de alta productividad y competencia*, donde algunas especies son responsables del aumento de la productividad primaria (Hector y Loreau 2001, Lambers *et al.* 2004).

La dinámica temporal del cambio de la diversidad tendría un papel determinante en el efecto que causa la diversidad de la comunidad vegetal sobre su productividad. El análisis de la beta diversidad para los tratamientos de *Media productividad primaria inicial*, en los cuales existió la relación negativa diversidad-productividad, mostró una beta diversidad espacial y temporal invariable entre los tratamientos de *diversidad inicial* (Figura 4.4). A pesar de esto, el desglose de la beta diversidad en sus atributos de recambio (β_{sim}) y anidamiento (β_{sne}) varió entre los niveles de *diversidad inicial* (Figura 4.4). Dentro del nivel de *Alta diversidad inicial*, dado los resultados, el recambio de especies temporal (β_{sim}) observado en los tratamientos pudo estar dado por *procesos de extinción local, subsidio y colonización* de especies. Estos mecanismos serían los principales mecanismos detrás del cambio en la identidad de especies observado en estos tratamientos (como propone Baselga 2010 y 2012). En el otro extremo se situaron los tratamientos de *Baja diversidad inicial* en los que la beta diversidad estuvo dada por un re-ordenamiento de las especies (β_{sne}) ya presentes en el experimento (anidamiento), las que a su vez, mostraron la mayor productividad primaria del experimento (Figura 4.2). Por lo tanto estos resultados sugieren que el re-ordenamiento de las especies causaría la interacción entre los factores *diversidad inicial* y *productividad primaria inicial* y aumentaría la productividad dentro del tratamiento de *Media productividad primaria inicial* y *Baja diversidad inicial* (Figura 4.2). Por otra parte, estos resultados coinciden con la acción de los mecanismos de filtro al subsidio de especies planteados por Baselga (2010). De ser así, los mecanismos serían un filtro a la colonización de nuevas especies y por lo tanto a la cantidad de especies presentes (riqueza) y su identidad. Además, es esperable que a la pequeña escala espacial analizada los mecanismos que limitan el ensamble de la comunidad sean atributos de relaciones interespecíficas y autoecológicos, de forma de crecimiento y dispersión de semillas (Chañeton 2005). Si bien existen algunos trabajos que consideran la beta diversidad en el análisis diversidad-productividad (Dodson 2000, Chase y Leibold 2002, Chalcraft *et al.* 2004, Isbell *et al.* 2011, Símová *et al.* 2012), el desglose de la beta diversidad (β_{sor}) en sus atributos de recambio (β_{sim}) y anidamiento (β_{sne}) es un aporte novedoso propuesto por Baselga (2010 y 2012) y probablemente aplicado aquí por primera vez en el análisis de la relación diversidad-productividad.

La disminución de la *productividad primaria inicial* determinó la disminución

de la diversidad al final de la estación de crecimiento (Figura 5). Los resultados se ajustaron a la **hipótesis 1.2** y su predicción asociada y mostraron que a esta escala espacial y temporal la productividad afectó la diversidad, contrariamente a lo encontrado en diversos pastizales donde la productividad no fue un buen predictor de la diversidad (por ejemplo: Adler *et al.* 2011). Según muestran algunos autores, la disminución de la productividad primaria supone una disminución de la energía disponible, factible de mantener poblaciones viables y esto sería la causa de la disminución de la diversidad vegetal durante la estación de crecimiento (Wright 1983 y 1993, Oksanen y Oksanen 2000, Cardinale 2004). No obstante, una gran variedad de relaciones han sido empíricamente mostradas, aunque la mayoría están basadas en experimentos observacionales (algunos trabajos con distintos resultados y aproximaciones: Gross *et al.* 2000, Chase y Ryberg 2004, Mitellbach 2001, Grace *et al.* 2007, Adler *et al.* 2011, Cusens *et al.* 2012). Estos resultados, de escala local con la diversidad inicial y la productividad primaria inicial como factores controlados de forma simultánea son un aporte desde un experimento poco convencional a la discusión del marco teórico, donde se muestra que la relación diversidad-productividad es directa y lineal en contraposición a la relación unimodal negativa, más frecuentemente propuesta en observaciones y experimentos (por ej.: Mitellbach 2001, Groner y Novoplanski 2003, Chase y Leibold 2004).

La identidad de las especies presentes sería clave en el análisis de la relación diversidad-productividad. Específicamente, según los resultados, la identidad de las especies al final de la estación de crecimiento estuvo determinada por el gradiente de *productividad primaria inicial* (Cuadro 4.1). El nivel de *Baja productividad primaria inicial* estuvo compuesto por especies en su mayoría representantes de zonas más altas del pastizal, con mayor tolerancia a la sequía, mientras que en el nivel de *Alta productividad primaria inicial*, el grupo estuvo conformado en su mayoría por especies más frecuentes de zonas bajas del pastizal, menos tolerantes a la sequía y más tolerantes a condiciones de mayor humedad (Chaneton 2005, Lombardo 1982, 1983, 1984). Es posible que los grupos conformados hayan respondido a un gradiente de sequía dado por los tratamientos de productividad inicial generados. Estos resultados, de agrupamiento y los observados en la Figura 4.2 sugieren que se estaría en el caso en que la presencia de especies agrupadas con atributos particulares en el nivel de *Media productividad inicial*, moduló la relación diversidad-productividad (como proponen Grime 1998, Sasaki y Lauenroth 2011, Mokany *et al.* 2008, Mouquet *et al.* 2013). Sin embargo, al vincular los resultados del Cuadro 4.1 con los observados en la Figura 4.5, la disminución de la productividad primaria inicial disminuyó la riqueza final (Figura 4.5) y determinó el agrupamiento de las especies presentes entre las unidades experimentales al final del experimento (Cuadro 4.1). Como muestra la Figura 4.4, dentro del nivel de *Media productividad inicial*, la identidad de las especies al final del experimento en el tratamiento de *Baja diversidad* estuvo dada por el anidamiento, es decir estuvo conformado por especies que al inicio estuvieron en otros tratamientos y no en este. Más aún, de las 34 especies presentes al final del experimento en *Media productividad primaria inicial* para los tres tratamientos de *diversidad inicial*, hubo 5 especies que solo estuvieron presentes en *Baja diversidad inicial* (*Schenoplectus*, *Cynodon dactylon*, *Eryngium ebracteatum*, *Gnaphalium sp.* y *Paspalum dilatatum*).

Estas cinco especies aparecieron en una o dos réplicas del tratamiento y al observar las diez réplicas del tratamiento no hubo una clara tendencia a que las réplicas de mayor productividad tuviesen una composición particular de especies. Estos resultados sugieren que no habría un fuerte efecto de identidad mediado por especies altamente productivas y tampoco por un grupo de especies que determinen réplicas con alta productividad. En esta línea, no tuvimos evidencias suficientes para apoyar la idea que la relación diversidad-productividad esté dada por atributos de las especies, aunque podrían ser atributos emergentes de la interacción entre las especies en los grupos naturalmente conformados.

La consideración de gradientes de disturbio sería clave en el análisis de la relación diversidad-productividad. En la literatura, se ha discutido la relación entre los gradientes de productividad y disturbio y su implicancia en la interpretación de la relación diversidad-productividad, dado que en algunos trabajos los gradientes de productividad se corresponden con un gradiente de disturbio (Chase y Ryberg 2004, Cusens *et al.* 2012). En este sentido, los resultados indicarían que la relación diversidad-productividad depende del grado de disturbio inicial del sistema más que de mecanismos de mediano y largo plazo como la *selección de especies* y la *complementariedad* (Tilman y Pacala 1993, Tilman 1999, Loreau y Hector 2001). En el presente trabajo, el grado de disturbio estuvo dado por la cantidad de defoliación inicial realizada para generar los niveles de *productividad primaria inicial*. Por lo tanto los niveles de *Alta* (la menor defoliación), *Media* (defoliación intermedia) y *Baja productividad primaria inicial* (la mayor defoliación) se corresponderían a situaciones de bajo, medio y alto disturbio respectivamente. En este sentido, situaciones con disturbio intermedio y alto, tendrían un mecanismo de filtro a la riqueza de especies, entre las capaces de soportar el nivel de disturbio y las que no. A su vez, estos tratamientos, estarían compuestos por especies con igual o menor capacidad de recuperación de su biomasa ya que a su vez no lograron llegar a valores promedios de biomasa (Figura 4.3) similares a las situaciones de bajo disturbio (*Alta productividad primaria inicial*) a pesar de tener similar productividad primaria final (Figura 4.2).

La consideración de las variables ambientales sería clave en el análisis de la relación diversidad-productividad primaria. Sin embargo, en el presente experimento, en ningún caso, las variables ambientales modularon la relación diversidad-productividad primaria. El sitio seleccionado presentó una gran homogeneidad en la distribución de las variables ambientales, lo que permitió aislar el efecto ambiental sobre la relación diversidad-productividad primaria. Esta homogeneidad posiblemente se reflejó en los análisis y las variables ambientales, dado que no mostraron la injerencia planteada en la literatura por otros autores que consideraron gradientes ambientales (Grace *et al.* 2007, Símová *et al.* 2012). En las últimas décadas, la inclusión de gradientes ambientales (principalmente área y heterogeneidad ambiental) tomó especial relevancia en la relación diversidad-productividad, modulando y determinando en algunos casos la relación entre estas variables a escala local y regional (como señalan: Rozsenweig y Abramsky 1993, Grace *et al.* 2007, Cardinale *et al.* 2009, Loreau *et al.* 2001, Chase y Leibold 2002, Chase y Ryberg 2004). Por otra parte, la falta de consenso en la forma de la relación, estaría dada en gran medida por la no consideración en el análisis de las

variables ambientales (dos revisiones que lo discuten: Waide *et al.* 1999, Hooper *et al.* 2005). De esta forma la discordancia entre los patrones observados por algunos trabajos, estaría dada por una mezcla de mecanismos biológicos de interacción entre las especies en casos de homogeneidad ambiental y por mecanismos abióticos mediados por fuertes gradientes ambientales. Aunque, futuros experimentos podrían sumar un factor experimental de gradiente de área y heterogeneidad ambiental para poder considerar críticamente sus efectos en la relación diversidad-productividad primaria. Por lo pronto, el presente trabajo muestra que la relación diversidad-productividad primaria en ambos sentidos causales existe en situaciones de homogeneidad ambiental.

En resumen, la dirección causal de la relación diversidad-productividad es bidireccional, aunque con distintos efectos observados y por lo tanto probablemente sean distintos los mecanismos actuantes (Loreau 2001, Schmid 2002, Cardinale *et al.* 2009). La diversidad tuvo un efecto negativo sobre la productividad final pero dependió del nivel de *productividad primaria inicial*. En el sentido causal inverso, la productividad tuvo un efecto directo positivo sobre la diversidad. La productividad afectó la diversidad (Figura 4.5) y afectó cómo se agruparon las especies en el experimento (Cuadro 4.1). En cambio, la diversidad inicial afectó el recambio de especies y el anidamiento de las especies entre los tratamientos dentro de *Media productividad*, donde hubo un efecto de la diversidad inicial sobre la productividad final (Figura 4.2). En este sentido causal los resultados concuerdan con la predicción propuesta y es probablemente la disminución de la energía disponible y la incapacidad de sostenimiento de las poblaciones vegetales el mecanismo detrás de la caída de la diversidad (Figura 4.5). Por algún mecanismo, probablemente biológico, el recambio de las especies en el tiempo estuvo determinado por la diversidad inicial (Figura 4.4). Los efectos causales aquí encontrados en un sentido y en otro, con resultados dependientes de la dirección causal y con mecanismos probablemente distintos sugieren que la escasa consideración de la bidireccionalidad causal en los trabajos previos sería la causa de la falta de consenso en la dirección causal, los mecanismos subyacentes y el patrón general de la relación diversidad-productividad.

4.4.4.2. Relación diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de consumidores

Las relaciones correlativas diversidad-productividad dentro de los niveles tróficos de herbívoros y carnívoros mostraron asociaciones positivas dentro de cada nivel (Figura 4.6). Las relaciones tuvieron una forma no lineal positiva, que si bien podría estar dada por la estructura de la distribución de los datos de las variables de respuesta, también podría ser un efecto de retroalimentación entre la diversidad y la productividad de cada nivel trófico. A su vez, los resultados concuerdan con los mostrados por Borer *et al.* (2012) y concuerdan con la **hipótesis 2** en términos correlativos. La respuesta sencilla obtenida contrasta con la complejidad encontrada dentro de productores primarios al manipular las variables y observar la causalidad. Esto sería un indicio de que la falta de consenso sobre la relación diversidad productividad radica en la diferente capacidad de los trabajos manipulativos y observacionales de capturar las relaciones y efectos causales. Dado que la productividad y diversidad de consumidores no fueron controladas no pudimos analizar la dirección causal ni los mecanismos subyacentes a los patrones observados. Por ejemplo, los resultados sugieren la acción de mecanismos de aumento de la energía que posibilitan la presencia de un mayor número de poblaciones viables con el consecuente aumento de la diversidad del nivel trófico (Ives *et al.* 2005). Por otra parte, con la diversidad como causal de la productividad mecanismos como, *complementariedad, facilitación, efecto de muestreo y selección de especies*, se ajustan al patrón observado de aumento conjunto de la productividad y diversidad de los niveles tróficos considerados (como muestra Ives *et al.* 2005, sintetiza Duffy *et al.* 2007, muestra y sugiere Arim *et al.* 2010).

4.4.4.3. La diversidad del nivel basal afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores

La *diversidad primaria inicial* no modificó la productividad de los niveles tróficos de consumidores, omnívoros, carnívoros y herbívoros (Figura 4.7), por lo tanto los resultados causales no concuerdan con la **hipótesis 3.1** y su predicción asociada. A pesar del amplio gradiente de *diversidad inicial* generado, nuestros resultados muestran que la energía acumulada en niveles tróficos superiores no depende de la diversidad (riqueza y equitatividad) del espectro de recursos disponibles. En consecuencia, estos resultados tampoco apoyan las hipótesis planteadas en el marco teórico, *dieta balanceada* y *dilución de recursos*, dos hipótesis contrapuestas en sus resultados aunque basadas en el efecto que puede tener el espectro de recursos disponibles sobre la productividad de sus consumidores (Ostfeld y LoGiudice 2003, Keesing *et al.* 2006, DeMott 1998). Contrariamente a lo planteado en estas hipótesis, los resultados sugieren que el efecto de las cascadas ascendentes sobre la productividad de niveles superiores de la red trófica no actuaría con fuerza mediante cambios en la diversidad primaria. Estos resultados difieren a los observados en pastizales similares donde hubo respuestas de las

abundancias de consumidores frente a los cambios de la diversidad vegetal mediados por la disponibilidad de biomasa vegetal (Koricheva *et al.* 2000). Por otra parte la ausencia de efectos sería explicada por la dominancia de consumidores generalistas o por una gran movilidad de los consumidores en el paisaje, lo que permitiría un remplazo de invertebrados especialistas por especies generalistas que diluirían el efecto esperado.

La *diversidad primaria inicial* no modificó la diversidad de los niveles tróficos de consumidores, omnívoros, carnívoros y herbívoros (Figura 4.8), por lo tanto los resultados causales no concuerdan con la **hipótesis 3.2** y su predicción asociada. La ausencia de las relaciones diversidad-diversidad entre niveles estaría dada por una utilización generalista de los recursos lo que podría amortiguar o enmascarar los cambios en la diversidad del recurso y sus efectos en sus consumidores (DeMott 1998). De esta forma, el aumento o disminución de la diversidad inicial no implicaría un cambio en la diversidad de herbívoros, ya que los herbívoros presentes serían capaces de consumir las especies de plantas que aparecen en las comunidades más diversas y las que quedan en las menos diversas (Duffy *et al.* 2007). Por lo tanto, en coincidencia con Borer *et al.* (2012), los efectos directos ascendentes diversidad-diversidad no serían determinantes de la variación de la diversidad de niveles tróficos superiores. Por último, evidencias de relaciones positivas, negativas y ausencia de relación han sido encontradas en diferentes estudios, aunque falta explorar aún más los mecanismos ulteriores (así lo puntualizan Koricheva *et al.* 2000, Duffy *et al.* 2007, Scherber *et al.* 2010 y Borer *et al.* 2012).

4.4.4.4. *La productividad primaria afecta la diversidad y la productividad de los niveles tróficos superiores*

La disminución de la *productividad primaria inicial* disminuyó en promedio un 31% la diversidad de herbívoros, aumentó en promedio un 88% la diversidad de omnívoros y no tuvo efecto sobre la diversidad de carnívoros (Figura 4.9). Estos resultados concuerdan con nuestra **hipótesis 4.1** y su predicción planteada, solamente para herbívoros, no así para el resto de los consumidores. Algunos trabajos empíricos y teóricos plantean que las cascadas ascendentes afectarían la productividad de niveles superiores mediante la *disponibilidad de energía* basal y su escalamiento hacia niveles tróficos superiores de la red (Elton 1927, Oksanen y Oksanen 2000, Hurlbert 2004, Cardinale *et al.* 2009, Borer *et al.* 2012), el cual predice que la disminución de la energía contenida en productores primarios soportaría un menor número de poblaciones de herbívoros y disminuiría la diversidad a lo largo de la red trófica, que coincide con el resultado observado en herbívoros. En cambio, el aumento de omnívoros, podría explicarse por efectos en cascada antagónicos, propuestos específicamente por la variabilidad del comportamiento de consumo de los omnívoros (Finke y Denno 2005, Vandermeer 2006, Arim y Marquet 2004). Por otra parte, como indican Arim y Marquet (2004) y un año más tarde Borer *et al.* (2005), redes tróficas no lineales con presencia de omnivoría y en particular con depredación intra-gremio (un tipo de omnivoría),

podrían hacer más difusas las conexiones entre niveles tróficos e incluso ocultar los efectos de aumento o disminución de la energía basal sobre el resto de la red trófica. Si bien se ha mostrado que la omnivoría es una característica frecuente en la naturaleza, los mecanismos y los efectos de la omnivoría sobre las cascadas tróficas son aún muy poco claros (Arim y Marquet 2004, Williams y Martinez 2000). De forma conjunta, la eficiencia trófica de herbívoros y omnívoros estaría jugando un papel importante en la transferencia de energía a carnívoros, de tal forma que éstos no modificaron su diversidad (como plantearon: Elton 1927, Lindeman 1942, Hutchinson 1959, Schoener 1989, Borer *et al.* 2005, Arim *et al.* 2007). De otra forma, el grado de generalismo que pueden tener los carnívoros en la captación de recursos estaría manteniendo la diversidad de carnívoros frente a cambios en la disponibilidad de energía de productores primarios, tal como propone DeMott (1998). Algunos cambios, comportamentales por ejemplo, en los niveles tróficos podrían haber enmascarado o atenuado los efectos en cascada (Finke y Denno 2005).

Los resultados causales mostraron que la variación de la *productividad primaria inicial* no afectó la productividad de consumidores (Figura 4.10). Los resultados no apoyan la **hipótesis 4.2** y su predicción asociada. Contrariamente, trabajos de cascadas ascendentes muestran relaciones positivas entre la productividad basal y la de consumidores, incluso en diversos sistemas considerados (McNaughton *et al.* 1989). Por otra parte, los resultados observados sugieren que la hipótesis propuesta de *disponibilidad de energía* no sería el mecanismo determinante de la productividad de consumidores (Oksanen y Oksanen 2000, Finke y Denno 2005). También es posible que interacciones del tipo depredador-presa, genere en los herbívoros estrategias de escape a la depredación y esto habría ocultado los patrones observados a lo largo de la red (Schmitz 2003, Finke y Denno 2004, Duffy *et al.* 2007, Schmitz 2008).

4.4.4.5. La presencia y ausencia de invertebrados afecta la diversidad y productividad primaria

La ausencia de la comunidad de invertebrados aumentó 11% la diversidad de la comunidad vegetal al fin de la estación de crecimiento (Figura 4.11). Este resultado apoya la **hipótesis 5.1** y su predicción planteada. La disminución de diversidad vegetal del 11% implicó una pérdida promedio cercana a 2 especies (Figura 4.11). En contraposición, los trabajos de exclusión de grandes herbívoros (ganado) en pastizales similares muestran que la ausencia de los herbívoros disminuye la riqueza del pastizal en porcentajes mayores a los observados (Sala 1988, Rusch y Oesterheld 1997, Chaneton *et al.* 2002, Borer *et al.* 2014). Esta discrepancia sugiere que los efectos de herbívoros sobre la diversidad vegetal dependen del nivel taxonómico considerado. Podría ser que el aumento de la diversidad primaria estuviera dada por la liberación de la presión de consumo de los herbívoros. Sin embargo, los resultados causales incluyeron todos los niveles tróficos, por lo que no podemos atribuirle el efecto a un solo nivel. Es importante destacar, que el análisis de cascadas tróficas causales de

invertebrados ha sido estudiada en experimentos de cascadas poblacionales e incluso en cascadas de especies (Finke y Denno 2005, Vandermeer 2006). En cambio, recientes estudios observacionales consideraron cascadas comunitarias, aunque estudios experimentales de variables controladas en cascadas tróficas comunitarias aún están poco representados en la literatura (así lo discuten: Diaz *et al.* 2003, Giller *et al.* 2004, Arim *et al.* 2010, Borer *et al.* 2012). Si bien el experimento no contó con tratamientos de gradiente de productividad de consumidores, la consideración de la totalidad de la red trófica de invertebrados representa un aporte relevante al análisis del efecto de la cascada comunitaria sobre la diversidad de la comunidad vegetal. Futuros análisis de nivel comunitario podrían realizarse para cada nivel trófico de consumidores por separado para disgregar así el efecto que puede tener cada nivel sobre la diversidad primaria.

La presencia de la red trófica de consumidores disminuyó la productividad primaria del fin de la estación de crecimiento (Figura 4.12). Este resultado apoya la **hipótesis 5.2** y su predicción planteada. Estos resultados concuerdan en sentido y magnitud con trabajos de exclusión de grandes herbívoros en pastizales similares, los que muestran una reducción del 10 y 20% de la productividad primaria en presencia de herbivoría (Rusch y Oesterheld 1997, Ferraro y Oesterheld 2002). Si bien hay evidencias empíricas del control de la productividad basal por parte de los invertebrados herbívoros, la presencia de carnívoros suprimiría esta cascada negativa mediante el control por depredación sobre los herbívoros (como plantean: Wise y Halaj 2001, Finke y Denno 2005). Contrariamente, una gran productividad de carnívoros, implicaría efectos negativos directos o indirectos sobre la productividad primaria, mediante cambios en el comportamiento trófico de los carnívoros, como puede ser la depredación intra-gremio, con una consecuente liberación de la presión de consumo sobre herbívoros y con efectos indirectos negativos sobre la productividad primaria. La presencia de omnívoros también puede resultar en efectos directos negativos sobre la productividad primaria (Arim y Marquet 2004, Duffy *et al.* 2007, Schmitz 2008). Por lo tanto, distinta composición de invertebrados tendría distintos efectos sobre la productividad primaria, mediados por *complementariedad* o por *dominancia funcional* por la identidad de los consumidores, darían cuenta del alto impacto sobre la productividad primaria (Duffy 2002). Los resultados muestran un papel preponderante de la presencia de la comunidad de invertebrados sobre la productividad primaria y este efecto estaría mediado por mecanismos de consumo de herbívoros y omnívoros. Si bien el presente experimento no cuenta con la fortaleza de poder aislar los efectos de cada nivel trófico resulta uno de los pocos trabajos que muestran los efectos causales de cascada comunitaria con la presencia-ausencia de la comunidad de invertebrados (así enfatizan la falta de trabajos en esta línea: Dyer y Letourneau 2003, Duffy *et al.* 2007).

4.4.5. Futuras líneas de investigación

Futuros trabajos podrían incluir algunos de los aspectos que en este trabajo han quedado sin abordar. Dentro del nivel trófico de productores primarios, sería interesante la consideración experimental de situaciones de monocultivo para cada una de las especies

presentes. De esa forma, se podrían disgregar los mecanismos causales de las relaciones observadas y analizar el aporte de cada uno de los patrones observados. Para el análisis dentro de consumidores, sería ideal manipular la diversidad y la productividad de cada nivel trófico en busca de los mecanismos causales detrás de las correlaciones comunitarias aquí encontradas. Con respecto a las cascadas ascendentes, sería interesante evaluar la constancia de la ausencia de efectos causales vía cambios en la diversidad de la comunidad vegetal y el posible escalamiento de estos efectos hacia niveles tróficos superiores. Una posible alternativa para analizar la ausencia de los efectos de cascada ascendente vía la riqueza y equitatividad sería evaluar variaciones en la diversidad funcional de los productores primarios y la propagación de los efectos en cascadas ascendentes. En cambio, las cascadas ascendentes con efectos vía cambios en la productividad basal, no afectó la productividad de los consumidores en ningún caso, pero hubo efectos sobre la diversidad de niveles superiores, con atenuación de los efectos en carnívoros, por lo que sería relevante analizar los mecanismos detrás de la atenuación y su comportamiento en otros sistemas. Con este propósito, sería relevante el análisis de la eficiencia trófica entre consumidores, así como observaciones comportamentales de escape y depredación que podrían explicar la dilución de los efectos en cascada. Con respecto a los análisis de cascadas descendentes resulta interesante disgregar los efectos causales desde carnívoros y omnívoros hacia herbívoros y desde cada nivel trófico de consumidores hacia productores primarios. Un enfoque alternativo sería la consideración de la diversidad funcional de los organismos presentes y sus efectos en cascada descendente. Por otra parte, el presente trabajo utilizó la abundancia de los invertebrados de cada nivel trófico como aproximación a la productividad, lo cual sería una limitante para la discusión de los resultados (una reciente discusión de las aproximaciones a la productividad de invertebrados: Borer *et al.* 2012). En términos más generales, en una primera instancia se podrían realizar estas manipulaciones y análisis propuestos bajo condiciones de homogeneidad ambiental, mientras que en una segunda instancia se podrían contemplar gradientes ambientales y su posible modificación de las relaciones diversidad-productividad, diversidad-diversidad y productividad-productividad observadas.

CAPITULO V

Discusión general

5.1. Introducción general

A lo largo de esta tesis se analizaron dos experimentos observacionales a lo largo del tiempo a escala de comunidad y metacomunidad con respuestas del nivel trófico de plantas y un experimento manipulativo que integró respuestas de las plantas y de tres niveles tróficos de invertebrados. Para la realización de estos experimentos se utilizaron dos sitios similares de pastizales inundables con lagos temporales, sus comunidades vegetales circundantes y la matriz de pastizal donde se encuentran. El primer experimento (capítulo II) se realizó en los lagos temporales inmersos en la matriz de un pastizal inundable de Uruguay. El segundo experimento (capítulo III) se realizó en las comunidades vegetales circundantes a los lagos en un pastizal inundable de Argentina. Por último, el experimento manipulativo (capítulo IV) se realizó en un stand de una comunidad de la matriz de pastizal de Argentina en la que estaban inmersos los lagos temporales y las comunidades circundantes del capítulo II. En el presente capítulo se sintetizan y discuten los principales resultados de los tres experimentos. De aquí en adelante las comparaciones de los resultados entre experimentos son ilustrativas al igual que se los compara con resultados mostrados en la literatura relevada y no tienen un componente de contraste estadístico.

5.1.1. Síntesis de resultados generales

Los productores primarios mostraron una relación diversidad-productividad positiva para los lagos (capítulo II) y para el pastizal circundante a los lagos (capítulo III) y relaciones positivas y negativas en el experimento manipulativo del pastizal (capítulo IV, Figura 5.1). Más aún, en el experimento manipulativo la diversidad y la productividad primaria mostraron ser causa y efecto una de la otra, aunque difirieron en los signos según la dirección causal considerada. La vía causal de la productividad hacia la diversidad fue directa y positiva (Figura 5.1 *1), no obstante el efecto de la diversidad sobre la productividad fue negativo y dependiente de la productividad inicial del sistema (Figura 5.1 *2). Las relaciones causales entre la diversidad y la productividad primaria no fueron afectadas por la presencia de la red trófica de consumidores (capítulo IV). Sin embargo, la presencia de los consumidores disminuyó la diversidad (Figura 5.1 *3) y la productividad primaria (Figura 5.1 *4). Por otra parte, en sentido ascendente no existió efecto de la productividad primaria sobre la productividad de los niveles tróficos de consumidores y tampoco hubo efecto de la diversidad de productores primarios sobre la productividad o diversidad de consumidores. En cambio, la productividad primaria afectó positivamente a la diversidad de herbívoros (Figura 5.1 *5), negativamente a la de omnívoros (Figura 5.1 *6) y no afectó a la de carnívoros. Dentro de cada uno de los niveles de consumidores la diversidad y la productividad del mismo nivel estuvieron positivamente relacionadas (Figura 5.1 *7). De forma complementaria, las variables ambientales (Figura 5.1 *8) y la equitatividad (Figura 5.1 *9) tuvieron efectos directos positivos y negativos sobre la productividad primaria e indirectos positivos (Figura 5.1 *10) sobre la relación diversidad-productividad en los lagos y en el pastizal circundante

(capítulo II y III). Las relaciones correlativas diversidad-productividad primaria observadas (capítulo II y III, Figura 5.1 *11) fueron siempre positivas y variaron en sus niveles de asociación y en sus pendientes entre escalas espaciales y a lo largo del tiempo.

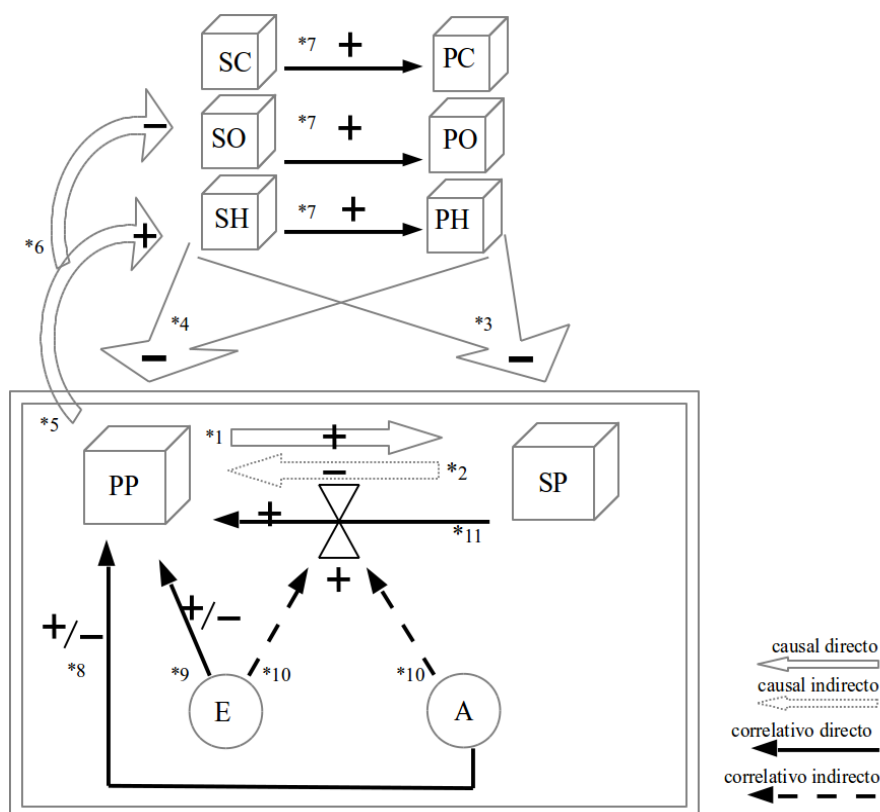


Figura 5.1. Síntesis de las principales relaciones causales y correlativas para los niveles tróficos considerados en la tesis (capítulos II, III y IV). El cuadrante enmarca los resultados del nivel trófico de plantas abarcado en los capítulos II, III y IV. Los números con asteriscos son referencias para la descripción de la figura en el texto. PP: productividad primaria, PH: productividad de herbívoros, PO: productividad de omnívoros, PC: productividad de carnívoros, SP: riqueza de especies vegetales, SH: riqueza de especies de herbívoros, SO: riqueza de especies de omnívoros, SC: riqueza de especies de carnívoros, A: variables ambientales, E: equitatividad. Los signos representan el efecto positivo (+) o negativo (-) de la relación entre las variables. Las distintas flechas representan relaciones correlativas directas e indirectas y relaciones causales directas e indirectas, las referencias a cada una se encuentran al margen de la figura.

5.1.2. Síntesis de los resultados sobre la influencia de la escala espacial y el tiempo, las variables ambientales y la equitatividad

Para el nivel de comunidad (grano de unidad muestral), la relación diversidad-productividad de los lagos existió para el 75% de las fechas (Figura 2.1) y en el pastizal la relación se mantuvo a lo largo del tiempo (Figura 3.6 y Cuadro 3.5). Sin embargo, la relación diversidad-productividad en los lagos fue evidente sin necesidad de incluir las variables ambientales (Figura 2.1) pero en el pastizal la relación solo fue encontrada cuando se incluyeron en los modelos las variables ambientales y la equitatividad (Figura 3.6, Cuadro 3.5). Específicamente, la forma y fuerza de la relación diversidad-

productividad varió a lo largo del tiempo para los lagos (Figura 2.1, 2.3 y 2.4) y se mantuvo constante para el pastizal (Figura 3.6, Cuadro 3.5).

Para el nivel de metacomunidad (grano de stand), la relación diversidad-productividad en los lagos fue positiva en el 16% de las fechas y solo se hizo evidente al incluir a las variables ambientales y a la equitatividad (Figura 2.2). Contrariamente, la relación encontrada en el pastizal para el nivel de metacomunidad fue unimodal positiva para todas las fechas (Figura 3.3. y Cuadro 3.2). En el pastizal no fue necesario incluir a las variables ambientales o a la equitatividad para observar la relación diversidad-productividad (Figura 3.3), en contraposición a lo ocurrido en el nivel de comunidad (Figura 3.2 y 3.6), pero al incluirlas mejoraron los niveles de explicación y la relación fue indistintamente lineal o unimodal positiva (Cuadro 3.6).

La influencia de las variables ambientales sobre la relación diversidad-productividad observada varió para los lagos y para el pastizal circundante y según la escala espacial y temporal. Para los lagos las variables de tamaño y de heterogeneidad interna de los lagos fueron importantes aunque la identidad de las variables así como la fuerza de las asociaciones varió entre los niveles de comunidad y metacomunidad y a lo largo del tiempo (Cuadros 2.1, 2.2 y 2.3). En cambio, para el pastizal circundante, las variables ambientales estuvieron siempre representadas por la presencia de las distintas unidades de vegetación en los niveles de comunidad y metacomunidad y su relación en cada caso no varió a lo largo del tiempo (Cuadros 3.5 y 3.6).

La equitatividad se relacionó con la productividad de los lagos a través de una interacción con la riqueza en una sola fecha a escala de metacomunidad (la equitatividad fue calculada solo para el nivel de metacomunidad, Figura 2.2 y Cuadro 2.2) y en el pastizal se asoció a nivel de comunidad y de metacomunidad de manera unimodal negativa, para ambos niveles no varió la pendiente de la asociación a lo largo del tiempo ni entre las unidades de vegetación (Figura 3.6, Cuadros 3.5 y 3.6).

5.2. Discusión de los principales resultados

5.2.1. El efecto de la escala sobre la relación diversidad-productividad

La relación diversidad-productividad varió para las dos escalas espaciales en los lagos y en el pastizal pero fue siempre positiva lineal o unimodal (Figuras 2.1, 2.2, 2.3, 3.3 y 3.6). Las relaciones positivas observadas son las formas más encontradas en este tipo de trabajos para sistemas terrestres y acuáticos (Tilman *et al.* 1997a, Hector *et al.* 1999, Tilman *et al.* 2001, Cusens *et al.* 2012). En cambio, otros trabajos muestran a las relaciones unimodales negativas como las preponderantes (Gross *et al.* 2000, Mittelbach *et al.* 2001) y algunos más recientes muestran una falta de asociación entre las variables (Adler *et al.* 2011, Grace *et al.* 2012).

La variabilidad de los resultados observados según la escala, dentro y entre los sistemas analizados sugiere que la forma y los mecanismos subyacentes a la relación diversidad-productividad serían escala espacial dependiente. La consideración del efecto de la escala espacial a través del grano y la extensión (que aquí determinan la comunidad y la metacomunidad) en ambos sistemas (lagos y pastizal) es un aspecto fundamental para abordar en el análisis de la relación diversidad-productividad dado que afecta los procesos ecológicos que determinan la estructura y dinámica de las comunidades y el funcionamiento de los ecosistemas. En 1999, Waide *et al.* retomaron en una revisión extensa el efecto del área sobre la diversidad (un artículo clave Rosenzweig y Abramsky 1993) y sus efectos de interacción con la productividad, por lo que la relación diversidad-productividad sería dependiente de la escala espacial. Un año después Gross *et al.* (2000) señalaron la escasa cantidad de trabajos que consideran la relación como dependiente de la escala y muestran en su trabajo que la relación diversidad-productividad es escala dependiente. Estos resultados son luego apoyados por Chase y Leibold (2004) y Chase y Ryberg (2004) en una red de lagos, donde se incluye el grado de conectividad entre los lagos como otro factor además de la escala de análisis. Años más tarde Mittelbach (2010) señala que es escasa la discusión acerca de cuáles atributos de la escala espacial (grano y extensión) modifican la relación diversidad-productividad observada y si esos atributos de escala están ligados o no a mecanismos diferentes. Posteriores trabajos (Símová *et al.* 2012, Chalcraft 2013, Pasari *et al.* 2013, LeCraw *et al.* 2014) proponen a través de sus resultados que la *migración*, el *subsidio* de organismos, los *efectos de masa* y el *recambio de especies* serían los principales mecanismos que vinculan al grano (escala local) con la extensión espacial (escala regional). Estos mecanismos estarían mediados por la conectividad entre las escalas, por factores ambientales y su heterogeneidad espacial que posibilitan el establecimiento de las especies y el movimiento de organismos y recursos en el paisaje (Leibold *et al.* 2004).

La variabilidad de los resultados observados en la presente tesis (capítulos II y III) para cada escala (comunidad y metacomunidad) y para ambos sistemas (lagos y pastizal) sugiere la presencia de mecanismos que dependen del grado de conectividad entre el nivel de comunidad y metacomunidad. En concordancia con la literatura mencionada, los mecanismos propuestos en estos trabajos son dependientes del grado de conectividad entre las escalas analizadas (Chase y Leibold 2002, Chase y Ryberg 2004, Símová *et al.* 2012, Chalcraft 2013, Pasari *et al.* 2013). De esta forma, el *subsidio* de organismos y de especies, el *recambio espacial de especies* (beta diversidad o disimilitud), junto con la *selección de especies* y la *complementariedad* serían los principales mecanismos actuantes (Jiang *et al.* 2009, Loreau 2010). Estos resultados dependientes de la conectividad entre escalas tendrían implicancia sobre el manejo y la conservación de la biodiversidad para lograr el mantenimiento de las principales funciones ecosistémicas como la productividad primaria a nivel de comunidad y de metacomunidad.

5.2.2. El efecto de las variables ambientales sobre la relación diversidad-productividad

La inclusión de las variables ambientales en la relación diversidad-productividad modificó la relación directa observada y logró mejorar los niveles de explicación para ambos sistemas y escalas espaciales. Al igual que lo observado en recientes trabajos, la consideración dentro de los lagos de las variables ambientales de heterogeneidad (Grace *et al.* 2007 y Símová *et al.* 2012) y tamaño permitieron detectar relaciones entre la diversidad y la productividad.

En cambio para los pastizales la variable ambiental más fuerte fue la presencia de las unidades de vegetación asociadas al gradiente ambiental. Su influencia sobre la relación diversidad-productividad fue consistente a lo largo del tiempo. Según autores que han descrito la estructura y los procesos ecológicos que conforman la heterogeneidad de la vegetación en los pastizales, las comunidades vegetales (aquí llamadas unidades de vegetación) son un claro indicador de las condiciones edáficas, de la disponibilidad de recursos y de la acción de reguladores (por ejemplo: pH y disturbios), los cuales a su vez están fuertemente asociados al gradiente topográfico a escala local (Burkart *et al.* 1990, Perelman *et al.* 2001, Batista *et al.* 2005, Chaneton *et al.* 2005).

5.2.3. El efecto de la escala temporal sobre la relación diversidad-productividad

La relación diversidad-productividad varió a lo largo del tiempo para los lagos pero fue estable para el pastizal (Figuras 2.1, 2.2, 2.3, 2.4, 3.3 y 3.6). La diferencia en los resultados temporales entre los sistemas acuático y terrestre, sugiere la importancia de contemplar la variabilidad de las condiciones abióticas de cada ecosistema a lo largo del tiempo. Los resultados sugieren tres escenarios posibles para cada sistema según las condiciones ambientales y la identidad de los mecanismos a lo largo del tiempo: a) similares condiciones ambientales y diferentes mecanismos entre fechas, b) distintas condiciones ambientales y los mismos mecanismos, c) distintas condiciones ambientales y distintos mecanismos. Los lagos podrían tener una variabilidad intrínseca de sus condiciones abióticas dado por su ciclo hidrológico, lo que podría dar una variabilidad en las condiciones físico-químicas del agua (pH, turbidez, etc.) con posibles efectos sobre la relación diversidad-productividad. En contraposición, las unidades de vegetación asociadas a los lagos podrían tener condiciones más estables en el tiempo y eso explicaría por qué la pendiente de la relación diversidad-productividad se mantuvo a lo largo del tiempo (Figura 3.6 y Cuadros 3.5 y 3.6).

La variabilidad temporal de la relación diversidad-productividad en los lagos (Figuras 2.1, 2.2 y 2.3) no estuvo acompañada de una trayectoria sucesional o de una variación de la dominancia de las especies presentes (Figura 2.4). Los pocos trabajos que consideran la relación diversidad-productividad a lo largo del tiempo muestran

resultados acumulativos. Por ejemplo Tilman *et al.* (2001) mostraron que la relación tuvo una forma lineal positiva, con pendiente similar entre años y con una tendencia de aumento de la productividad y de la diversidad a lo largo del tiempo. Por otra parte, algunos trabajos mostraron una tendencia sucesional que marca el cambio de la relación a lo largo del tiempo de positiva a negativa, lo que genera a lo largo del tiempo un patrón acumulativo unimodal negativo (Guo 2003, Cox *et al.* 2006). Sin embargo los patrones acumulativos o los finales son distintos a los observados en distintos momentos.

5.2.4. El efecto de la equitatividad sobre la relación diversidad-productividad

La equitatividad tuvo una débil relación positiva con la productividad dentro los lagos y una relación negativa más fuerte en el pastizal. En los lagos, la equitatividad modificó la relación riqueza-productividad en una fecha mediante una interacción con la riqueza de especies (Figura 2.2 y Cuadro 2.2). En cambio, en el pastizal la equitatividad se relacionó de forma unimodal negativa con la productividad a nivel de comunidad (Figura 3.6 y Cuadro 3.5) y a través de una interacción positiva y una negativa con la riqueza en el nivel de metacomunidad (Cuadro 3.6). En ambos niveles la relación con la equitatividad en el pastizal se mantuvo entre unidades de vegetación a lo largo del tiempo (Cuadro 3.5 y 3.6). Por lo tanto, la equitatividad como variable individual mostró ser modeladora de la relación riqueza-productividad en ambos sistemas, lo cual contrasta con lo mostrado por Wilsey y Polley (2004). Los resultados también difieren parcialmente con los encontrados por Laird *et al.* (2003) en un experimento de campo, quienes observaron una relación negativa entre la equitatividad y la productividad. La relación positiva observada en los lagos entre la equitatividad y la productividad y la relación negativa observada en el pastizal, junto con los cambios en ambos sistemas de la relación riqueza-productividad al considerar a la equitatividad apoyan la idea de que la variación de la equitatividad modificaría las relaciones entre los organismos y esto afectaría la relación general diversidad-productividad (Hillebrand *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2012). Por otra parte, que la influencia de la equitatividad en los lagos y en el pastizal haya sido contrastante sugiere la importancia de considerar la equitatividad en distintos sistemas ya que su efecto sobre la productividad y sobre la relación diversidad-productividad aparece como contingente al sistema de estudio (Hillebrand *et al.* 2008). En este sentido, considerar explícitamente el efecto de la equitatividad sería clave en la identificación de la relación diversidad-productividad y la comprensión de los mecanismos subyacentes (Hillebrand *et al.* 2008, Zhang *et al.* 2012).

Los lagos no mostraron un efecto de la identidad de especies dominantes sobre la relación diversidad-productividad a lo largo del tiempo a escala de comunidad (Figura 2.4a). Contrariamente, trabajos recientes mostraron que la equitatividad a través de la identidad y abundancia relativa de las especies puede tener fuertes efectos sobre las funciones ecosistémicas (Isbell *et al.* 2008, Creed *et al.* 2009). De acuerdo con estos trabajos, en los pastizales el subsidio de especies entre las escalas espaciales y el

recambio de las especies en el espacio y en el tiempo (beta diversidad) podrían modificar la presencia y la abundancia relativa de las especies, lo que posibilitaría la influencia de la equitatividad en la relación riqueza-productividad.

5.2.5. La causalidad de la relación diversidad-productividad a lo largo de la red trófica

Existió una compleja causalidad bidireccional entre la diversidad y la productividad primaria del pastizal (Figura 4.2 y 4.5). La productividad inicial y la diversidad inicial del pastizal determinaron la productividad primaria al fin de la estación de crecimiento (Figura 4.2). En detalle, dentro del nivel de intermedia productividad primaria inicial, la disminución de la diversidad inicial aumentó la productividad final. Esto fue contrario a lo predicho por la hipótesis basada en los mecanismos más parsimoniosos. Estos resultados sugieren que la consideración de la condición inicial de la productividad del sistema podría también determinar la relación diversidad-productividad en experimentos mensurativos. En el sentido causal contrario, el efecto de la productividad inicial sobre la diversidad final mostró una respuesta positiva directa y esperada (Figura 4.5). La falta de consenso en la literatura acerca de la forma y los mecanismos de la relación diversidad-productividad podría estar dada por la consideración de un solo sentido causal y por la falta de un análisis crítico sobre la dirección causal escogida en los experimentos mensurativos y manipulativos (ver Loreau 2010). Analizar las causas y efectos entre estas variables podría acercarnos a los mecanismos subyacentes a los patrones en diversos sistemas. De continuar con experimentos que contemplen ambos sentidos causales, en un contexto multivariado como se propuso recientemente con la inclusión de las variables ambientales y el rol de la equitatividad se podría lograr un mayor consenso en los patrones generales y una mayor identificación y comprensión de los mecanismos para cada dirección causal (Grace *et al.* 2007, 2014, Cardinale *et al.* 2009, Símová *et al.* 2012).

La presencia de la red trófica de consumidores disminuyó la diversidad y productividad primaria pero no afectó la relación funcional diversidad-productividad (Figuras 4.11 y 4.12). Sin embargo, teniendo en cuenta que la relación diversidad-productividad dependió del nivel inicial de productividad primaria (Figura 4.2) es esperable que la presencia de la comunidad de consumidores en momentos iniciales modifique las condiciones iniciales de productividad y por consiguiente llegue a afectar la relación diversidad-productividad primaria. Entonces, podría haber valores umbrales de estas variables necesarios para que exista la relación diversidad-productividad primaria y esos valores umbrales podrían ser modificados por la presencia de la red trófica. Esto concuerda con recientes observaciones de la influencia de la red trófica sobre la diversidad y la productividad de los pastizales (Borer *et al.* 2012, 2014). Los resultados sugieren la importancia de los niveles de productividad y diversidad necesarios para observar relaciones entre las variables de funcionamiento y diversidad y por lo tanto para asegurar funciones ecosistémicas, bienes y servicios.

La relación diversidad-productividad existió entre niveles tróficos. Frente a la disminución de la productividad primaria la diversidad de herbívoros disminuyó, la de omnívoros aumentó y la de carnívoros no cambió. La relación observada entre la productividad primaria y la diversidad de herbívoros concuerda con la hipótesis de *disponibilidad de energía* (Elton 1927, Oksanen y Oksanen 2000, Hurlbert 2004, Cardinale *et al.* 2009, Borer *et al.* 2012). Sin embargo, no concuerda para relaciones entre la productividad primaria y el resto de los niveles tróficos. Esta discrepancia podría estar dada por atributos particulares de los omnívoros. Por otra parte, los efectos contrapuestos de estos niveles tróficos y la ausencia de la respuesta en carnívoros reafirma que las cascadas comunitarias y la inclusión del nivel trófico de omnívoros es clave para comprender la estructura de las redes tróficas y sus efectos en las funciones ecosistémicas.

5.3. Futuras líneas de investigación

La influencia de las variables ambientales observadas en los lagos y el pastizal circundante para ambas escalas sugiere la importancia de considerar a la relación diversidad-productividad como una relación multivariada y no bi-variada como usualmente se la analiza. Con la consideración de un contexto multivariado, las variables ambientales serían fundamentales para entender los mecanismos subyacentes, lo cual concuerda con lo planteado por trabajos recientes (Grace *et al.* 2007, Cardinale *et al.* 2009, Símová *et al.* 2012 y Grace *et al.* 2014). Más aún, los resultados sugieren que futuros análisis podrían tener en cuenta variables ambientales distintas a las que usualmente se han considerado, como la disponibilidad de nutrientes, que no estén vinculadas a la productividad (algunos ejemplos de variables ambientales ligadas a la productividad: Tilman y Wedin 1991, Grace *et al.* 2007, Símová *et al.* 2012, Grace *et al.* 2014, otros trabajos de las redes de experimentos: Nutrient Network, BIODEPTH, Cedar Creek y LTER). Otra estrategia interesante para futuros trabajos observacionales sería abordar metacomunidades (Leibold *et al.* 2004) terrestres y acuáticas con posibilidad de medición de sus variables ambientales a lo largo del tiempo para comprender los mecanismos determinantes de la relación diversidad-productividad mediante herramientas de análisis multivariado en un contexto de metacomunidades (Grace *et al.* 2006).

Futuros experimentos podrían considerar la manipulación de un gradiente ambiental en un análisis factorial con varios niveles de distintas variables ambientales para poder discernir los efectos del gradiente ambiental sobre la relación diversidad-productividad. Las condiciones ambientales fueron controladas experimentalmente en el capítulo IV para poder analizar en un contexto de homogeneidad ambiental las relaciones causales entre la diversidad y la productividad. Las dimensiones del experimento manipulativo nos impidieron incluir como factor una variable ambiental y mucho menos un gradiente ambiental. Futuros experimentos podrían incluir un gradiente ambiental como factor para analizar las asociaciones entre las variables

ambientales y la relación diversidad-productividad.

Por otra parte, la consideración de experimentos manipulativos de larga duración con mediciones periódicas permitiría capturar la variabilidad temporal de la relación causal y comprender así los mecanismos actuantes a lo largo del tiempo.

La variabilidad de los patrones de la relación diversidad-productividad es más la norma que la excepción. En lugar de buscar un patrón común a escalas, sistemas y comunidades, se deberían identificar los mecanismos subyacentes y la injerencia del contexto sobre ellos a diferentes escalas (grano y extensión) a lo largo del tiempo.

5.4. Conclusiones

A lo largo de toda la tesis se abordaron siete aspectos clave identificados en el capítulo I que contribuyen a la falta de consenso sobre los mecanismos y la forma de la relación diversidad-productividad. Del abordaje de estos siete aspectos y sus principales resultados se desprenden siete consideraciones respectivas, que si bien podrían ser aplicadas a otras situaciones son resultado de las aproximaciones metodológicas y de los sistemas utilizados. Primero, de acuerdo con la literatura (Waide *et al.* 1999, Loreau 2010, Chase y Leibold 2002, Chalcraft 2013), las relaciones diversidad-productividad observadas varían en función de la escala espacial considerada (capítulo II y III). En particular, los resultados observados apoyan la idea de que las condiciones de diversidad a escala de paisaje y local junto con la conectividad entre escalas serían claves en la determinación de las formas y mecanismos subyacentes (Chase y Ryberg 2004, Loreau 2010). En este sentido los resultados (capítulos II, III y IV) muestran una influencia del recambio de riqueza y especies que podría tener una consecuencia sobre las relaciones diversidad-productividad. Segundo, las relaciones diversidad-productividad también varían según la escala temporal abordada, aunque dadas las características de las observaciones no se pudieron identificar los mecanismos causantes de esa variación. Tercero, las variables ambientales modificaron la relación diversidad-productividad (Thompson *et al.* 2005, Huston y McBride 2002, Petchey y Gaston 2002, Giller *et al.* 2004, Hooper *et al.* 2005, Grace *et al.* 2007). En algunos casos modificaron la forma y en otros revelaron relaciones diversidad-productividad. Cuarto, la equitatividad se relacionó con la productividad y en algunos casos con la riqueza. En particular, la equitatividad mostró más fuerza en las comunidades vegetales del pastizal asociadas a los lagos (capítulo III) y su asociación fue constante en el tiempo, contrariamente a algunos trabajos (Isbell *et al.* 2008, 2009, 2011, 2013). En esta línea es clave continuar considerando la equitatividad para poder identificar los mecanismos y las consecuencia que los cambios en la abundancia relativa de las especies puede tener sobre la productividad (Yachi & Loreau 1999, Balvanera *et al.* 2006; Wittebolle *et al.* 2009). Quinto, la consideración de varios niveles tróficos mostró una variedad de efectos de

cascadas comunitarias ascendentes y descendentes, en algunos casos con resultados contrapuestos a lo mostrado en la literatura. Sexto, la consideración de los efectos de las cascadas comunitarias mostró resultados fuertes en sentido descendente sobre la diversidad y la productividad primaria mientras que solo existió una vía de cascada ascendente de las cuatro posibles. Por otra parte, la cascada ascendente encontrada mostró efectos contrarios para cada nivel trófico, lo cual refuerza la idea de la consideración de los niveles tróficos por separado y no como un único nivel trófico de consumidores. Estos resultados refuerzan la idea de la consideración de la red trófica en su conjunto para avanzar en los mecanismos que la regulan para poder comprender la relación entre la estructura de la red trófica y el funcionamiento ecosistémico. Séptimo, el abordaje de la relación diversidad-productividad en distintos sistemas podría ser clave en la comprensión de la relación. Esta tesis se basó en sistemas de lagos temporales (capítulo II), en comunidades vegetales de pastizal asociadas a los lagos (capítulo III) y en la matriz de pastizal (capítulo IV). Los lagos representan uno de los sistemas menos representados en estos trabajos y en cambio los pastizales son de los sistemas más representados tanto en trabajos mensurativos como manipulativos. Sin embargo, la utilización de comunidades vegetales circundantes a los lagos y asociadas a un fuerte gradiente ambiental que actúa a pequeña escala espacial representa un enfoque novedoso metodológicamente y sus resultados son un avance en la comprensión de la variabilidad de la relación diversidad-productividad. Los resultados de estos tres experimentos sugieren que la variabilidad de la relación diversidad-productividad es tan grande dentro como entre sistemas.

Las relaciones correlativas riqueza-productividad observadas en los lagos y en el pastizal fueron débiles. Mientras que en los lagos la relación fue más débil a nivel de metacomunidad (grano de stand), en el pastizal lo fue a nivel de comunidad (grano de unidad muestral). La debilidad de las relaciones evidenciada en los bajos coeficientes de regresión ($R^2 < 0,6$) y por la necesidad en algunos casos de la inclusión de variables ambientales o de la equitatividad para encontrar relaciones significativas entre la riqueza y la productividad. Si bien las asociaciones detectadas fueron débiles, los coeficientes de asociación estuvieron en el rango de lo mostrado por trabajos previos y algunas asociaciones detectadas en los lagos se situaron en los límites superiores de las relaciones previamente observadas (e.g.: Tilman *et al.* 2001, Mokany *et al.* 2008, Reich *et al.* 2012). Debe destacarse que más allá de los niveles de explicación, esta tesis no intentó explicar la mayor variabilidad de la productividad posible, sino identificar las relaciones correlativas y causales entre la diversidad y la productividad, así como identificar el papel de la escala espacial y temporal de análisis, las variables ambientales y la equitatividad sobre la relación observada. Con respecto a estos factores los resultados de esta tesis sugieren que su consideración puede revelar relaciones riqueza-productividad no observadas mediante relaciones directas. Es por lo tanto que el análisis amplio y contextualizado en abordaje y ambiente mejoraría las relaciones encontradas, incluso modificaría las relación detectadas. Estos resultados representan un avance en términos metodológicos y conceptuales y reafirman lo sugerido por algunos autores de considerar la relación diversidad-productividad de manera multivariada con los factores mencionados (Grace *et al.* 2007, 2014, Cardinale *et al.* 2009, Loreau 2010, entre otros).

Los resultados de esta tesis sugieren que la relación diversidad-productividad existe en condiciones controladas (capítulo IV) pero también es modificada por las condiciones del contexto en la que se encuentran (capítulo II y III). En esta tesis el contexto estuvo dado por los principales factores identificados en la literatura como modificadores de la relación diversidad-productividad: las variables ambientales (Grace *et al.* 2007, 2014, Símová *et al.* 2012), la escala espacial (Chase y Leibold 2004, Chalcraft *et al.* 2004, Chalcraft 2013), la escala temporal (Tilman *et al.* 2001, Loreau 2010), la presencia de la red trófica de consumidores (Borer *et al.* 2012, 2014), distintas comunidades vegetales y sistemas contrastantes como los aquí considerados (Waide *et al.* 1999, Chase 2000, Dodson *et al.* 2000, Schurin *et al.* 2006, Loreau 2010). En el experimento manipulativo (capítulo IV) existió la relación diversidad-productividad sin la variabilidad de las variables ambientales (controladas experimental y estadísticamente), del tiempo (evaluado en una estación de crecimiento), de las escalas espaciales (realizado en una escala) y de la presencia-ausencia de la red trófica de consumidores. Por otra parte, en los experimentos mensurativos las relaciones diversidad-productividad también existieron aunque fueron más fuertes en los lagos que en el pastizal. De todas formas, en ambos casos, lagos y pastizal, al considerar gradientes ambientales de tamaño y heterogeneidad del sistema y las unidades de vegetación como síntesis del gradiente ambiental, las relaciones diversidad-productividad aparecieron o se modificaron en fuerza y forma. En síntesis la relación diversidad-productividad primaria no solo es una propiedad del sistema, sino también una consecuencia de las variaciones ambientales, de la escala espacial y temporal y del sentido causal considerado. Además, la productividad primaria afecta a los consumidores y estos afectan la diversidad y la productividad primaria, pero no a su relación.

3.5. APENDICE CAPITULO III

Apéndice complementario al Cuadro 3.6. Los cinco mejores modelos (M1-M5) seleccionados a escala de stand. Para cada modelo (M1-M5) y para cada uno de los parámetros estimados por los modelos se muestran los valores estimados, el error estándar, los grados de libertad (gl) y el valor t. La última fila muestra el R^2 estimado para cada modelo.

[illegible]

BIBLIOGRAFÍA

- Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, A., Harpole, W. S., O'Halloran, L. R., Grace, J. B., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L. a., Brown, C. S., Buckley, Y. M., Calabrese, L. B., Chu, C.-J., Cleland, E. E., Collins, S. L., Cottingham, K. L., Crawley, M. J., *et al.* (2011) Productivity is a poor predictor of plant species richness. *Science* **333**, 1750–1753.
- Aquilino, K., Cardinale, B., Ives, A. (2005) Reciprocal effects of host plant and natural enemy diversity on herbivore suppression: an empirical study of a model tritrophic system. *Oikos* **2**, 275–282.
- Aragón, R., Oesterheld, M. (2008) Linking vegetation heterogeneity and functional attributes of temperate grasslands through remote sensing. *Appl. Veg. Sci.* **11**, 117–130.
- Arim, M., Abades, S.R., Laufer, G., Loureiro, M., & Marquet, P. a. (2010) Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* **119**, 147–153.
- Arim, M., Berazategui, M., Barreneche, J.M., Ziegler, L., Zarucki, M., & Abades, S.R. (2011) Determinants of Density – Body Size Scaling Within Food Webs and Tools for Their Detection (A. Belgrano, Ed.). *The Role of Body Size in Multispecies Systems* **45**, 1–39.
- Arim, M., Bozinovic, F., A. Marquet, P. (2007) On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos* **116**, 1524–1530.
- Arim, M., Jaksic, F. M. (2005) Productivity and food web structure: association between productivity and link richness among top predators. *J. Anim. Ecol.* **x**, 31– 40.
- Arim, M., Marquet, P. A. (2004) Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecol. Lett.* **7**, 557–564.
- Arim, M., Marquet, P. A., Jaksic, F. M. (2007) On the Relationship between Productivity and Food Chain Length at Different Ecological Levels. *The Amn. Nat.* **169**, 66-72.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J.-S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B. (2006) Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecol. Lett.* **9**, 1146–56.
- Bartoń, K. (2013). MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.5. <http://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>
- Barton, P.S., Cunningham, S. a., Manning, A.D., Gibb, H., Lindenmayer, D.B., & Didham, R.K. (2013) The spatial scaling of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* **22**, 639–647.
- Baselga, A. (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **19**, 134–143.
- Baselga, A. (2012) The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Glob. Ecol. Biogeogr.* **21**, 1223–1232.
- Baselga, A., Orme, D., Villeger, S. (2013) betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components. R package version 1.2. <http://CRAN.R-project.org/package=betapart>
- Batista, W., Taboada, M., Lavado, R. S., Perelman, S. B., León, R. J. C. (2005) Asociación entre comunidades vegetales y suelos en el pastizal de la Pampa

- Deprimida. In: La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas pp. 113–129 Editorial Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Bond, E., & Chase, J. (2002) Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters* **5**, 467–470.
- Borer, E., Seabloom, E., Shurin, J. (2005) What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology*. **86**, 528–537. [online]. Available from: <http://www.esajournals.org/doi/abs/10.1890/03-0816> [Accessed May 15, 2014].
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Lind, E. M., Adler, P. B., Alberti, J., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Biederman, L., Blumenthal, D., Brown, C. S., Brudvig, L. a., Buckley, Y. M., Cadotte, M., Chu, C., Cleland, E. E., Crawley, M. J., Daleo, P., *et al.* (2014) Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature* doi: 10.1038/nature13144
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Mitchell, C. E., Cronin, J. P. (2013) Multiple nutrients and herbivores interact to govern diversity, productivity, composition, and infection in a successional grassland. *Oikos* **123**, 214–224.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Tilman, D., Novotny, V. (2012) Plant diversity controls arthropod biomass and temporal stability. *Ecol. Lett.* **15**, 1457–64.
- Braun-Blanquet, J. (1932) Plant Sociology. The Study of Plant Communities. McGraw-Hill, NY, US.
- Burkart, S., Leon, R., Movia, C. (1990) Inventario fitosociológico del pastizal de la Depresión del Salado (Prov. Bs. As.) en un área representativa de sus principales ambientes. *Darwiniana*, 27–69.
- Burnham, K. *et al.* (1998) *Model Selection and Multi-Model Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. Springer, NY, US.
- Cardinale, B.J., Bennett, D.M., Nelson, C.E., & Gross, K. (2009) Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology* **90**, 1227–41.
- Cardinale, B.J., Ives, A.R., & Inchausti, P. (2004) Effects of species diversity on the primary productivity of ecosystems: extending our spatial and temporal scales of inference. *Oikos* **3**, 437–450.
- Chalcraft, D. R., Williams, J. W., Smith, M. D., Willig, M. R. (2004) Scale dependence in the species-richness-productivity relationship: the role of species turnover. *Ecology* **85**, 2701–2708.
- Chalcraft, D.R. (2013) Changes in ecological stability across realistic biodiversity gradients depend on spatial scale (B. Murray, Ed.). *Global Ecology and Biogeography* **22**, 19–28.
- Chaneton, E. (2005) Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. In: La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas pp. 19–42 Editorial Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Chaneton, E. J., Perelman, S. B., Omacini, M., León, R. J. C. (2002) Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biol. Invasions* **4**, 7–24.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L.,

- Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., & Díaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**, 234–42.
- Chase, J. (2000) Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends Ecol. Evol.* **15**, 408–412.
- Chase, J.M., & Leibold, M.A. (2002) Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature* **416**, 427–30.
- Chase, J.M., & Ryberg, W.A. (2004) Connectivity, scale-dependence, and the productivity–diversity relationship. *Ecology Letters* **7**, 676–683.
- Cornell, H.V. (1992) Unsaturated Patterns in species assemblages: the role of regional processes in setting local species richness. In: Ricklefs, R. E. and Schluter, D. (eds) *Species diversity in ecological communities*, pp. 243–252. University of Chicago Press, US.
- Cox, S. B., Bloch, C. P., Stevens, R. D., Huenneke, L. F. (2006) Productivity and species richness in an arid ecosystem: a long-term perspective. *Plant Ecol.* **186**, 1–12.
- Crawley, M.J. (2007) *The R Book*. Wiley & Sons Ltd., Chichester, England.
- Creed, R., Cherry, R., Pflaum, J., Wood, C. (2009) Dominant species can produce a negative relationship between species diversity and ecosystem function. *Oikos* **118**, 723–732.
- Cusens, J., Wright, S. D., McBride, P. D., Gillman, L. N. (2012) What is the form of the productivity-animal-species-richness relationship? A critical review and meta-analysis. *Ecology* **93**, 2241–2252.
- Darwin, C. (1859) *The Origin of species By means of natural selection Or the preservation of Favoured races in the struggle for life*. Penguin Books Ltd. Middlesex, England.
- DeMott, W. (1998) Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology*. **79**, 2463–2481.
- Díaz, S., Amy, J. S., Chapin III, F. S., Wardle, D. A., Laura F., H. (2003) Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 140–146.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K., Robson, T. M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **104**, 20684–20689.
- Dodson, S., Arnott, S., Cottingham, K. (2000) The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology* **81**, 2662–2679.
- Dormann, C.F., Gruber B. & Fruend, J. (2008) Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news* **8**, 8–11.
- Dormann *et al.* 2009: Dormann, C.F., Fruend, J., Bluethgen, N. & Gruber B. (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* **2**, 7–24.
- Dormann, C.F. (2011). How to be a specialist? Quantifying specialisation in pollination networks. *Network Biology* **1**, 1 - 20.
- Duffy, J. (2002) Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* **2**, 201–219.
- Duffy, J. E., Cardinale, B. J., McIntyre, P. B., Thébault, E., Loreau, M. (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecol. Lett.* **10**, 522–538.

- Dyer, L. a., Letourneau, D. (2003) Top-down and bottom-up diversity cascades in detrital vs. living food webs. *Ecol. Lett.* **6**, 60–68.
- Elton, C.S. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Evans, K. L., Gaston, K. J. (2005) Can the evolutionary-rates hypothesis explain species-energy relationships? *Funct. Ecol.* **19**, 899–915.
- Ferraro, D.O., Oosterheld, M. (2002) Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos* **98**, 125–133
- Finke, D., Denno, R. (2004) Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* **429**, 22–24.
- Finke, D. L., Denno, R. F. (2005) Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecol. Lett.* **8**, 1299–1306.
- Flombaum, P., Sala, O. E. (2008) Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **105**, 6087–90.
- Fox, J. (2003) Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *Journal of Statistical Software*, 8(15), 1–27. URL <http://www.jstatsoft.org/v08/i15/>.
- Fridley, J. (2002) Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia* **132**, 271–277.
- Garibaldi, L. a, Steffan-Dewenter, I., Winfree, R., Aizen, M. a, Bommarco, R., Cunningham, S. a, Kremen, C., Carvalheiro, L. G., Harder, L. D., Afik, O., Bartomeus, I., Benjamin, F., Boreux, V., Cariveau, D., Chacoff, N. P., Dudenhöffer, J. H., Freitas, B. M., Ghazoul, J., Greenleaf, S., Hipólito, J., *et al.* (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *Science* **339**, 1608–1611.
- Giller, P. S., Hillebrand, H., Gessner, M. O., Hawkins, S., Inchausti, P., Inglis, C., Leslie, H., Monaghan, M. T., Morin, P. J. (2004) Biodiversity effects on ecosystem functioning: emerging issues and their experimental test in aquatic environments. *Oikos* **3**, 423–436.
- Grace, J. B., Adler, P. B., Harpole, W. S., Borer, E. T., Seabloom, E. W. (2014) Causal networks clarify productivity-richness interrelations, bivariate plots do not (ed C. Stevens). *Funct. Ecol.* doi: 10.1111/1365-2435.12269.
- Grace, J. B., Adler, P. B., Seabloom, E. W., Borer, E. T., Hillebrand, H., Hautier, Y., Hector, a., Harpole, W. S., O'Halloran, L. R., Anderson, T. M., Bakker, J. D., Brown, C. S., Buckley, Y. M., Collins, S. L., Cottingham, K. L., Crawley, M. J., Damschen, E. I., Davies, K. F., DeCrappeo, N. M., Fay, P. a., *et al.* (2012) Response to Comments on “Productivity Is a Poor Predictor of Plant Species Richness.” *Science* **335**, 1441–1441.
- Grace, J. B., Michael Anderson, T., Smith, M. D., Seabloom, E., Andelman, S. J., Meche, G., Weiher, E., Allain, L. K., Jutila, H., Sankaran, M., Knops, J., Ritchie, M., Willig, M. R. (2007) Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecol. Lett.* **10**, 680–9.
- Grime, J. P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. Ecol.* **86**, 902–910.
- Groner, E., Novoplansky, A. (2003) Reconsidering diversity–productivity relationships: directness of productivity estimates matters. *Ecol. Lett.* **6**, 695–699.

- Gross, K., Cardinale, B. J. (2007) Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities. *Am. Nat.* **170**, 207–20.
- Gross, K. L., Willig, M. R., Gough, L., Inouye, R., Cox, S. B. (2000) Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*. **89**, 417–427.
- Guo, Q. (2003) Temporal species richness- biomass relationships along successional gradients. *J. Veg. Sci.* **14**, 121–128.
- Halpern, B., Borer, E., Seabloom, E. W., Shurin, J. B. (2005) Predator effects on herbivore and plant stability. *Ecol. Lett.* **8**, 189–194
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Caldeira, M. C., Diemer, M., Dimitrakopoulos, P. G., Finn, J. A., Freitas, H., Giller, P. S., Good, J., Harris, R., Högberg, P., Huss-Danell, K., Joshi, J., Jumpponen, A., Körner, C., Leadley, P. W., Loreau, M., Minns, A., Mulder, C. P. H., *et al.* (1999) Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* **286**, 1123–1127.
- Héroult, B., Thoen, D. (2008) Diversity of plant assemblages in isolated depressional wetlands from Central-Western Europe. *Biodivers. Conserv.* **17**, 2169–2183.
- Hillebrand, H. and J.B. Shurin. 2005. Biodiversity and aquatic food webs. P. 184–197 in Aquatic Food Webs, eds. A. Belgrano, U.M. Scharler, J. Dunne and R.E. Ulanowicz. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Hillebrand, H., Bennett, D., Cadotte, M. (2008) Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology* **89**, 1510–1520.
- Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B. a, Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., & O'Connor, M.I. (2012) A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature* **486**, 105–108.
- Hooper, D.U., Chapin, I.F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* **75**, 3–35.
- Hurlbert, A. H. (2004) Species-energy relationships and habitat complexity in bird communities. *Ecol. Lett.* **7**, 714–720.
- Huston, M. A. (1997) Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* **110**, 449–460
- Huston, M.A. & McBride, A.C. (2002). Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem processes. In: Biodiversity and Ecosystem Functioning. Synthesis and Perspectives (eds Loreau, M., Naeem, S. & Inchausti, P.). Oxford University Press, Oxford, UK, pp. 47–60.
- Hutchinson GE. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.* **93**, 145–59.
- Isbell, F., Calcagno, V., Hector, A., Connolly, J., Harpole, W. S., Reich, P. B., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Tilman, D., van Ruijven, J., Weigelt, A., Wilsey, B. J., Zavaleta, E. S., Loreau, M. (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* **477**, 199–202.

- Isbell, F. I., Polley, H. W., Wilsey, B. J., Letters, E. (2009) Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: patterns and processes. *Ecol. Lett.* **12**, 443–451.
- Isbell, F., Losure, D., Yurkonis, K., Wilsey, B. (2008) Diversity–productivity relationships in two ecologically realistic rarity–extinction scenarios. *Oikos* **117**, 996–1005.
- Isbell, F., Reich, P. B., Tilman, D., Hobbie, S. E., Polasky, S., Binder, S. (2013) Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**, 11911–6.
- Ives, A. R., Cardinale, B. J., Snyder, W. E. (2005) A synthesis of subdisciplines: predator-prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* **8**, 102–116.
- Jiang, L., Wan, S., Li, L. (2009) Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *J. Ecol.* **97**, 603–608.
- Keesing, F., Holt, R. D., Ostfeld, R. S. (2006) Effects of species diversity on disease risk. *Ecol. Lett.* **9**, 485–98.
- Koricheva, J., Mulder, C. P., Schmid, B., Joshi, J., Huss-Danell, K. (2000) Numerical responses of different trophic groups of invertebrates to manipulations of plant diversity in grasslands. *Oecologia* **125**, 271–82.
- De Lafontaine, G., Houle, G. (2007) Species richness along a production gradient: a multivariate approach. *Am. J. Bot.* **94**, 79–88.
- Laird, R. a., Pither, J., Aarssen, L. W. (2003) Species evenness, not richness, has a consistent relationship with productivity in old-field vegetation. *Community Ecology* **4**, 21–28.
- Lambers, J. H. R., Harpole, W. S., Tilman, D., Knops, J., Reich, P. B. (2004) Mechanisms responsible for the positive diversity-productivity relationship in Minnesota grasslands. *Ecol. Lett.* **7**, 661–668.
- Laufer, G., Arim, M., Loureiro, M., Piñeiro-Guerra, J. M., Clavijo-Baquet, S., Fagúndez, C. (2009) Diet of four annual killifishes: an intra and interspecific comparison. *Neotrop. Ichthyol.* **7**, 77–86.
- LeCraw, R. M., Srivastava, D. S., Romero, G. Q. (2014) Metacommunity size influences aquatic community composition in a natural mesocosm landscape. *Oikos* doi: 10.1111/oik.01253.
- Legendre, P., Legendre, L. (2003) Numerical ecology. third edit. Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Leibold, M. A. (1989) Resource edibility and the effects of predators and productivity on consumer-resource interactions. *American Naturalist* **134**, 922–949.
- Leibold, M. a., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, a. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* **7**, 601–613.
- Lindeman R. (1942). Trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* **23**, 399–418.
- Lombardo, A. (1982) Flora montevidensis. Tomo I. Intendencia Municipal de Montevideo. 316 pp. Montevideo, Uruguay.
- Lombardo, A. (1983) Flora montevidensis. Tomo II. Intendencia Municipal de

- Montevideo. Gamopetaleas. 347 pp. Montevideo, Uruguay.
- Lombardo, A. (1984) Flora montevidensis. Tomo III. Intendencia Municipal de Montevideo. Monocotiledoneas. 465 pp. Montevideo, Uruguay.
- Longo, G., Seidler, T. G., Garibaldi, L. a., Tognetti, P. M., Chaneton, E. J. (2013) Functional group dominance and identity effects influence the magnitude of grassland invasion (ed S. Wilson). *J. Ecol.* **101**, 1114–1124.
- Loreau, M. (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* **91**, 3–17.
- Loreau, M., Hector, A. (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**, 72–6.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huston, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**, 804–8.
- Loreau, M. (2010) From Populations to Ecosystems. Princeton University Press, USA. pp.301
- Lumley, T. using Fortran code by Miller, A. (2009) leaps: regression subset selection. R package version 2.9. <http://CRAN.R-project.org/package=leaps>.
- Marquard, E., Weigelt, A., Roscher, C., Gubsch, M., Lipowsky, A., Schmid, B. (2009) Positive biodiversity-productivity relationship due to increased plant density. *J. Ecol.* **97**, 696–704.
- McCullagh, P., y Nelder, J. A. (1989). Generalized Linear Models, second edition. London: Chapman and Hall.
- McLeod, A.I. and Xu, C. (2014). bestglm: Best Subset GLM. R package version 0.34. <http://CRAN.R-project.org/package=bestglm>
- McNaughton, S., Oesterheld, M., Frank, D., Williams, K. (1989) Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* **341**, 142–144.
- Mittelbach, G. G. (2010) Understanding species richness-productivity relationships: the importance of meta-analyses. *Ecology* **91**, 2540–2544.
- Mittelbach, G. G., Steiner, C. F., Scheiner, S. M., Gross, K. L., Reynolds, H. L., Waide, R. B., Willig, M. R., Dodson, S. I., Gough, L. (2001) What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology* **82**, 2381–2396.
- Mokany, K., Ash, J., Roxburgh, S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *J. Ecol.* **96**, 884–893.
- Molina, G. a. R., Poggio, S. L., Ghersa, C. M. (2014) Epigeal arthropod communities in intensively farmed landscapes: Effects of land use mosaics, neighbourhood heterogeneity, and field position. *Agric. Ecosyst. Environ.* doi: 10.1016/j.agee.2014.04.013
- Morales, M. with code developed by the R Development Core Team, with general advice from the R-help list serv community and especiall Duncan Murdoch. (2012). sciplot: Scientific Graphing Functions for Factorial Designs. R package version 1.1-0. <http://CR.R-project.org/package=sciplot>
- Mouquet, N., Gravel, D., Massol, F., Calcagno, V. (2013) Extending the concept of keystone species to communities and ecosystems. *Ecol. Lett.* **16**, 1–8.

- Oesterheld, M., Sala, O. E., McNaughton, S. J. (1992) Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* **356**, 234–236.
- Oksanen, L., Oksanen, T. (2000) The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. *Am. Nat.* **155**, 703–723.
- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H. (2013) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-8. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Oloff, H. and Ritchie, M.E. (2002) Fragmented nature: consequences for biodiversity. *Landscape and Urban Planning* **58**, 83–92.
- Ostfeld RS and LoGiudice K. (2003) Community disassembly, bio- diversity loss, and the erosion of an ecosystem service. *Ecology* **84**, 1421–27.
- Paine, R. (1966) Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* **100**, 65–75.
- Paruelo, J. M., Oesterheld, M., Di Bella, C. M., Arzadum, M., Lafontaine, J., Cahuepé, M., Rebella, C. M. (2000) Estimation of primary production of subhumid rangelands from remote sensing data. *Appl. Veg. Sci.* **3**, 189–195.
- Pasari, J. R., Levi, T., Zavaleta, E. S., Tilman, D. (2013) Several scales of biodiversity affect ecosystem multifunctionality. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **110**, 10219–22.
- Perelman, S. B., Batista, W. B., León, R. J. C. (2005) El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. Fitosociología y técnicas relacionadas. In: La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas pp. 321–350 Editorial Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Perelman, S. B., Chaneton, E. J., Batista, W. B., Burkart, S. E., León, R. J. C. (2007) Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *J. Ecol.* **95**, 662–673.
- Perelman, S., León, R., Oesterheld, M. (2001) Cross- scale vegetation patterns of Flooding Pampa grasslands. *J. Ecol.* **86**, 562–577.
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2002) Extinction and the loss of functional diversity. *Proc. R. Soc. London Ser. B.* **269**, 1721–1727.
- Pinheiro, J. C. and Bates, D. M. (2000), *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*, Springer, New York.
- Pinheiro, J C., Bates, D. M., DebRoy, S., Sarkar D. and the R Development Core Team (2013). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-111.
- Piñeiro-Guerra, J.M. (2008) Relación diversidad-productividad en comunidades vegetales de charcos temporales. Informe de pasantía, Licenciatura en Biología, Orientación Ecología. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Uruguay.
- R Core Team. (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- Reich, P.B., Tilman, D., Isbell, F., Mueller, K., Hobbie, S.E., Flynn, D.F.B., & Eisenhauer, N. (2012) Impacts of biodiversity loss escalate through time as redundancy fades. *Science* **336**, 589–92.
- Reiss, J., Bridle, J. R., Montoya, J. M., Woodward, G. (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends Ecol. Evol.* **24**, 505–14.

- Ritchie, M.E. (2010) *Scale, heterogeneity, and the structure and diversity of ecological communities*. Princeton University Press, UK.
- Root, R.B. (1973) Organisation of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* **43**, 95–124.
- Rosenzweig, M.L. (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, UK.
- Rosenzweig, M. L., and Z. Abramsky. 1993. How are diversity and productivity related? pp. 52–65 In: R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. *Species diversity in ecological communities*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.,
- Rusch, G., Oesterheld, M. (1997) Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*.
- Sala, O. (1988) The effect of herbivory on vegetation structure. *Plant form Veg. Struct.* **x**, 317–330
- Sasaki, T., Lauenroth, W. K. (2011) Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia* **166**, 761–8.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W. W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., Schulze, E.-D., Roscher, C., Weigelt, A., Allan, E., Bessler, H., Bonkowski, M., Buchmann, N., Buscot, F., Clement, L. W., Ebeling, A., Engels, C., Halle, S., Kertscher, I., Klein, A.-M., *et al.* (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* **468**, 553–6.
- Schmid, B. (2002) The species richness productivity controversy. *Trends Ecol. Evol.* **17**, 113–114.
- Schmitz, O., Hambäck, P., Beckerman, A. (2000) Trophic Cascades in Terrestrial Systems: A Review of the Effects of Carnivore Removals on Plants. *Am. Nat.* **155**, 141–153.
- Schmitz, O. J. (2003) Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecol. Lett.* **6**, 156–163.
- Schmitz, O. J. (2008) Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. *Science* **319**, 952–4.
- Schoener, T. (1989) Food webs from the small to the large: the Robert H. MacArthur award lecture. *Ecology* **70**, 1889–1589.
- Shurin, J., Gruner, D. S., Hillebrand, H. (2006) All wet or dried up? Real differences between aquatic and terrestrial food webs. *Proc. R. Soc. B.* **273**, 1–9.
- Šimová, I., Li, Y. M., Storch, D. (2013) Relationship between species richness and productivity in plants: the role of sampling effect, heterogeneity and species pool (ed M. Rees). *J. Ecol.* **101**, 161–170.
- Sokal, R.R., & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W. H. Freeman & Company, NY, US.
- Srivastava, D., Lawton, J. (1998) Why more productive sites have more species: an experimental test of theory using tree-hole communities. *Am. Nat.* **152**, 510–529
- Sturner, R.W., Elser, J.J. (2002) *Ecological stoichiometry*. Princeton University Press, USA.
- Strong, D. R. (2010) Evidence and inference: shapes of species richness-productivity curves. *Ecology* **91**, 2534–2535.
- Sutherland, W.J. (2006) *Ecological census techniques: a handbook*. Cambridge

University Press, UK.

- Symstad, A., Siemann, E., Haarstad, J. (2000) An experimental test of the effect of plant functional group diversity on arthropod diversity. *Oikos* **89**, 243–253.
- Symstad, A., Tilman, D. (2001) Diversity loss, recruitment limitation, and ecosystem functioning: lessons learned from a removal experiment. *Oikos* **3**, 424–435.
- Thompson, K., Askew, A., Grime, J., Dunnett, N., Willis, A. (2005) Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities. *Funct. Ecol.* **19**, 355–358.
- Tilman, D. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* **277**, 1300–1302.
- Tilman, D. (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* **80**, 1455–1474.
- Tilman, D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* **405**, 208–11.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. (1997) The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science* **277**, 1300–1302.
- Tilman, D., Lehman, C. L., Thomson, K. T. (1997) Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **94**, 1857–61.
- Tilman, D., Pacala, S. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. In: Species diversity in ecological communities (eds R. E. Ricklefs & D. Schluter) pp. 13–25 University of Chicago Press.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* **294**, 843–845.
- Tilman, D., Wedin, D. (1991) Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology* **72**, 685–700.
- Van de Bogert, M. C., Bade, D. L., Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., Hanson, P. C., Langman, O. C. (2012) Spatial heterogeneity strongly affects estimates of ecosystem metabolism in two north temperate lakes. *Limnol. Oceanogr.* **57**, 1689–1700.
- Vandermeer, J. (2006) Omnivory and the stability of food webs. *J. Theor. Biol.* **238**, 497–504.
- Waide, R. B., Willig, M. R., Steiner, C. F., Museum, T., Tech, T., Station, B., Station, K. B., Corners, H. (1999) The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **30**, 257–300
- Wardle, D.A., Bardgett, R.D., Callaway, R.M., Van der Putten, W.H. (2011) Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* **332**, 1273–1277.
- Whittaker, R. J. (2010) Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness–productivity relationship. *Ecology* **91**, 2522–2533.
- Williams, D. (2005) The biology of temporary waters. Oxford University Press.
- Williams, R., Martinez, N. (2000) Simple rules yield complex food webs. *Nature* **404**, 180–183.
- Wilsey, B., Polley, H. (2004) Realistically low species evenness does not alter grassland species-richness-productivity relationships. *Ecology* **85**, 2693–2700.
- Wimp, G. M., Murphy, S. M., Finke, D. L., Huberty, A. F., Denno, R. F. (2010) Increased primary production shifts the structure and composition of a terrestrial arthropod community. *Ecology* **91**, 3303–11.

- Wise, D., Halaj, J. (2001) Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *Am. Nat.* **157**, 262–281.
- Wittebolle, L., Marzorati, M., Clement, L., Balloi, A., Daffonchio, D., Heylen, K., De Vos, P., Verstraete, W., Boon, N. (2009) Initial community evenness favours functionality under selective stress. *Nature* **458**, 623–626.
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 280–338.
- Worm, B., Duffy, J. E. (2003) Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends Ecol. Evol.* **18**, 628–632.
- Wright, D.H., Currie, D.J. & Maurer, B.A. (1993). Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographic Perspectives* (eds Ricklefs, R.E. & Schluter, D.). University of Chicago Press, Chicago, IL, USA, pp. 66–74.
- Yachi, S., Loreau, M. (1999) Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* **96**, 1463–1468.
- Zhang, Y., Chen, H. Y. H., Reich, P. B. (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: a global meta-analysis. *J. Ecol.* **100**, 742–749.
- Ziegler, L., Berazategui, M., Arim, M. (2013) Discontinuities and alternative scalings in the density–mass relationship of anuran larvae. *Hydrobiologia* **723**, 123–129.
- Zimmerman, E. K., Cardinale, B. J. (2014) Is the relationship between algal diversity and biomass in North American lakes consistent with biodiversity experiments? *Oikos* **123**, 267–278.
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., Smith, G. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, NY, US.